Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Fr 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLIII

FASCICULE UNIQUE

Claude JUNQUA

RECHERCHES BIOLOGIQUES ET HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR UN SOLIFUGE SAHARIEN

***Othoes saharae* Panouse**

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLIII

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome XLIII, fasc. unique.

RECHERCHES BIOLOGIQUES ET HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR UN SOLIFUGE SAHARIEN

Othoes saharae Panouse

par

Claude JUNQUA

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

PREMIÈRE PARTIE. — OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

Chapitre I — Ecologie et Ethologie 3
Chapitre II — La croissance 14
Chapitre III — La reproduction 49

DEUXIÈME PARTIE. — RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES

Chapitre I — Le système nerveux central 73
Chapitre II — Les hématocytes et l'hématopoïèse. Les néphrocytes 85
Chapitre III — Les muscles 91
Chapitre IV — Les glandes coxales 95
Chapitre V — Le tube digestif et la digestion 104

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 109

BIBLIOGRAPHIE 115

TABLE DES MATIÈRES 120

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Solifuges constituent un groupe beaucoup moins diversifié, sans doute, que les Araignées, mais dont les représentants abondent aussi bien en Amérique qu'en Afrique et en Asie. Toutefois, leur aire de dispersion recouvre essentiellement les régions tropicales désertiques ou subdésertiques, et ces animaux sont inconnus en Europe à l'exception de deux espèces : l'une, *Gluvia dorsalis*, cantonnée en Espagne; l'autre, *Galeodes graecus*, cantonnée dans les Balkans.

Cette répartition géographique explique le peu de données qu'on possédait jusqu'à présent sur la biologie de ces Arachnides. Depuis l'étude minutieuse, mais très incomplète, faite par HEYMONS au Turkestan en 1901, seules ont été enregistrées quelques observations fragmentaires et superficielles. Nos connaissances sur l'éthologie, la reproduction, le développement, la mue, restaient très sommaires, étayées par des données histologiques des plus restreintes.

Dans ces conditions, il nous a paru intéressant d'effectuer une étude aussi complète que possible de la biologie d'un Solifuge, au moyen de multiples observations sur le terrain et en élevage, et de l'éclairer par une étude histologique et histophysiologique des différents organes ou systèmes d'organes. La conjonction de ces deux ordres d'observations s'est révélée particulièrement fructueuse en ce qui concerne l'étude du cycle d'intermue, car les périodes occupées par les processus de mue représentent une part prépondérante de la vie de l'animal et s'accompagnent de nombreux bouleversements organiques histologiquement décelables.

Sans doute avons-nous été conduit, du fait du peu de données disponibles, à donner à notre entreprise un cadre assez vaste, peut-être trop vaste. Divers points que nous avons abordés auraient demandé à être approfondis. Et peut-être ce travail pose-t-il plus de problèmes qu'il n'en résout. Du moins espérons-nous avoir apporté des connaissances assez nombreuses et assez précises pour que soient réunies les conditions permettant précisément des recherches plus étroites et plus profondes.

Toutes nos recherches ont porté sur la même espèce afin d'éviter toute équivoque dans l'interprétation des résultats. Notre choix s'est porté sur la Galéode qui hante les dunes du Grand Erg Occidental (*Othoes saharae* Panouse) parce que c'est la seule espèce dont il soit possible de se procurer de très nombreux exemplaires, du fait que sa capture au gîte est relativement aisée : les indices extérieurs du terrier (sable remanié, traces de pattes) se repèrent et se reconnaissent facilement sur le sol uni. Par contre, sur les regs et les hamadas, la capture d'un Solifuge (1) demande beaucoup de chance et de persévérance, car la présence de ces animaux sous une pierre,

---

(1) *Galeodes barbarus* Lucas sur les Hauts Plateaux de l'Est algérien et dans la Région des Dayas; *Galeodibus timbuktus brunneipalpis* Roewer et *Oparbella junquana* Lawr. sur la Hamada du Guir; *Galeodibus olivieri* Simon dans tout le Sud algérien.

Source : MNHN, Paris

dans une touffe, ou dans quelque trou, est impossible à déceler. Quant aux chasses de nuit, au feu, elles sont peu fructueuses.

Par ailleurs, l'existence en Algérie, en bordure du Grand Erg Occidental, des laboratoires du Centre de Recherches Sahariennes de Béni-Abbès (qui dépend du Centre de Recherches sur les Zones Arides du C.N.R.S.) nous fournissait une base idéale pour les récoltes et les élevages.

Je suis heureux d'exprimer ici à mes maîtres, la profonde reconnaissance que je leur dois pour la part qui leur revient dans la réalisation de ce travail :

— à M. le Professeur GRASSÉ, qui voulut bien me parrainer au C.N.R.S. et me prodigua toujours ses conseils;

— à M. le Professeur HOLLANDE, sous la direction de qui cette thèse fut entreprise à Alger; si ce travail témoigne de quelque rigueur et de quelque méthode, c'est à ses leçons que je le dois;

— à M. le Professeur VACHON, qui m'accueillit plus tard dans son laboratoire avec une générosité que je n'oublierai pas; il porta à mon travail un intérêt constant et ses directives me furent précieuses;

— à MM. MENCHIKOFF et MARÇAIS, Directeurs du Centre de Recherches sur les Zones Arides, qui voulurent bien s'intéresser à mes recherches et me firent bénéficier de toutes les ressources du Centre de Recherches Sahariennes de Béni-Abbès, sans lequel ce travail eût sans doute été impossible;

— à M. BADONNEL, Sous-Directeur au Muséum, dont les avis si pertinents me furent d'un grand prix.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

CHAPITRE PREMIER

ECOLOGIE - ETHOLOGIE

A. — L'HABITAT.

Othoes saharae peuple les massifs dunaires : particulièrement le Grand Erg Oriental, où il est connu d'El Oued; le Grand Erg Occidental, où nous le connaissons des alentours de Béni-Abbès, l'Erg Chèche, où G. DELYE l'a trouvé en 1963; et vraisemblablement les autres ergs de moindre importance qui jalonnent le Sahara Nord Occidental. C'est certainement une forme strictement arénicole et, quant à nous, nous ne l'avons jamais trouvée hors des territoires dunaires. Réciproquement, il est à peu près le seul Solifuge à peupler ce biotope : en regard de quelques milliers d'*Othoes*, nous n'avons capturé dans l'erg, en plusieurs année, que trois *Biton vachoni* LAWR., dont deux dans des touffes d'*Aristida pungens* et un enterré. Il nous faut également signaler qu'on peut capturer *Galeodibus timbuktus brunneipalpis* à l'intérieur du périmètre du Grand Erg Occidental, mais toujours dans les « taïerts », zones-couloirs constituées par des affleurements de la hamada, pratiquement libres de sable bien qu'encerclées de dunes et atteignant plusieurs kilomètres de long sur des centaines de mètres de large. Il est vraisemblable que cette espèce peut franchir, pour coloniser ces « taïerts », des cordons de dunes assez importants, mais jamais elle ne s'y établit.

On peut donc considérer *Othoes saharae* comme la seule espèce de Solifuge rigoureusement adaptée à l'erg. Et ce milieu lui impose, ainsi qu'à la quasi-totalité de la faune qui l'habite, une unique possibilité d'abri, qui est de s'enterrer. *Othoes saharae* creuse donc, comme nous allons le voir, un terrier après chacune de ses sorties nocturnes et les traces que, ce faisant, il laisse, sont tout à fait caractéristiques. Ainsi il suffit de parcourir l'erg tôt le matin : les terriers se repèrent assez facilement sur le sol uni et la capture de l'animal pris au piège, dans un terrain friable, est aisée. Comme le peuplement est assez dense, on prend couramment une dizaine d'exemplaires à l'heure (à condition qu'il ne souffle aucun vent, lequel efface très vite toute trace des terriers).

Source : MNHN, Paris

FIG. 1. — Carte du Sahara occidental montrant la situation de l'Oasis de Béni-Abbès (où se trouve le Centre de Recherches sahariennes du C.N.R.S.) et des grands Ergs que hante *Othoes saharae*.

Source : MNHN, Paris

B. — LE TERRIER.

En ce qui concerne la manière de s'enterrer, les Solifuges, et particulièrement *Othoes saharae*, appartiennent au type « mineur ». Nous rappelons, après F. Pierre (1958), qu'on désigne sous ce terme les animaux qui pénètrent dans un sol cohérent au moyen de « mouvements discontinus et asynchrones des pattes et du corps », creusant ainsi une cavité réelle et stable, par opposition aux animaux du type « fouisseur » qui progressent au moyen de « mouvements continus et synchrones des pattes et du corps » dans un sol meuble se reformant aussitôt derrière eux (tels les Ténébrionides *Erodiini* ou, parmi les Vertébrés, le « poisson des sables » : *Scincus Scincus laterimaculatus* Werner).

La cohésion du sable constitue donc un facteur essentiel dans le creusement du terrier. Aussi est-ce sur les pentes bien consolidées des dunes, aux endroits où la pente est faible et le sable très cohérent, qu'il faut rechercher les terriers d'*Othoes*. Il est fréquent de n'en trouver aucun dans de vastes zones où le sable est trop remanié, et d'en trouver au contraire plusieurs presque côte à côte sur une pente favorable. L'existence très générale d'une dizaine d'ébauches aux alentours du terrier achevé montre l'exigence particulière du Solifuge en ce qui concerne la cohésion du sable.

Quand il a trouvé un emplacement propice, il commence à creuser en tournant toujours le dos à la pente (1). Il effrite le sable devant et légèrement sous lui en le mordant de ses chélicères, s'interrompant de temps à autre pour rejeter le sable dissocié derrière lui au moyen des pattes de la deuxième paire, dont les tarses se replient vers l'intérieur, contrairement à ceux des troisième et quatrième paires. Les pattes de la deuxième paire, nettement plus courtes que les suivantes, semblent d'ailleurs spécialisées dans une fonction de fouille : elles sont peu utilisées dans la marche et pas du tout dans la course.

Lorsqu'il a ainsi creusé une cavité appréciable et accumulé derrière lui un petit tas de sable, il se retourne et pousse ce sable dans la pente, en se servant de ses chélicères comme d'une pelle et en contenant le sable latéralement au moyen des pattes de la première paire, celles de la deuxième paire aidant, en cette circonstance, à la progression (voir fig. 2). L'animal n'est pas alors sans évoquer quelque engin mécanique de terrassement... Il répète ce manège jusqu'à ce qu'il ait creusé une galerie de sept ou huit centimètres de long et d'une largeur à peine supérieure à la sienne, ce qui rend difficile le demi-tour périodique effectué pour rejeter les déblais. Ces déblais sont répandus en contrebas de l'orifice; répartis et étalés, ils constituent une plage quasi circulaire de quinze à cinquante centimètres de diamètre selon la taille de l'animal. Celui-ci, par ses allées et venues, y imprime des traces qui donnent aux abords du terrier un aspect très caractéristique permettant d'identifier à coup sûr son habitant.

---

(1) Les observation relatées ici ont été faites d'une part sur le terrain, d'autre part au laboratoire, en obligeant des Galéodes à creuser leur galerie le long d'une vitre.

Source : MNHN, Paris

Arrivé à ce stade, le Solifuge ne sort plus de son ébauche de galerie. Il dépose les déblais à l'orée de celle-ci, si bien que l'orifice en est vite fermé par quelques petites vagues de sable qui complètent les indices extérieurs de sa présence, indices très visibles quand ils sont frais mais en fait très ténus et très vite effacés par le vent.

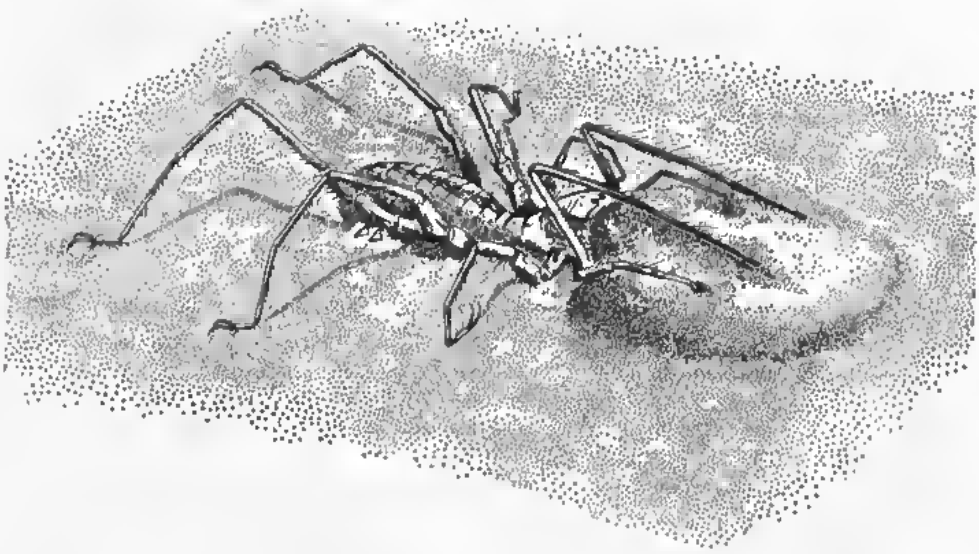


FIG. 2. — *Othoes saharae* transportant le sable qu'il vient d'extraire de sa galerie.

L'animal, désormais enfoui, poursuit son travail, accumulant derrière lui le sable éboulé, si bien qu'il ne dispose jamais que d'une loge exiguë dont les dimensions sont à peine supérieures aux siennes. Il ne s'agit donc pas là d'un terrier, mais d'un simple abri souterrain, le seul que le terrain puisse offrir. Cet abri est tout à fait comparable à celui du Scorpion *Buthacus leptochelys* H. et E., lui aussi inféodé à l'erg; on peut l'opposer par contre à celui des Araignées *Cerbalopsis villosa* Jézéquel et *Cerbalus sahariensis* Jézéquel (celles-ci édifient dans la dune un puits vertical tapissé de soie, pouvant atteindre une profondeur de quarante centimètres et un diamètre de vingt-cinq millimètres, dont elles ferment l'orifice par des fils très serrés rayonnant à partir du centre, (JÉZÉQUEL et JUNQUA, 1965). Il faut généralement au Solifuge entre trente minutes et une heure pour mener à bien son entreprise. Pour quitter son refuge, il se dresse sur ses pattes postérieures et creuse le sable au-dessus de lui, réalisant ainsi une cheminée verticale qui le conduit rapidement à l'air libre. Le terrier abandonné l'est définitivement. Signalons enfin que les Galéodidés sahariens qui habituellement ne s'enterrent pas *(Galeodes barbarus, Oparbella junquana)* sont néanmoins susceptibles de le faire quand on les soumet à une insolation intense sans leur laisser d'autre possibilité d'y échapper. Ils procèdent alors exactement de la même manière qu'*Othoes saharae*.

Source : MNHN, Paris

La configuration de la galerie d'*Othoes saharae* est remarquablement constante. La pente est très peu inclinée sur l'horizontale : d'une dizaine de degrés environ. Tout d'abord, sur 15 ou 20 cm, elle s'enfonce dans la dune perpendiculairement à la courbe de niveau passant par son orifice; puis elle décrit, vers la droite ou la gauche indifféremment, un arc de cercle proche de 180° et de rayon très court, revenant ainsi, sur quelques centimètres, vers son point de départ; enfin, elle oblique latéralement; cette dernière portion, peu sinueuse, a une longueur variable, pouvant atteindre 50 cm (voir fig. 3).

Il est possible que cette configuration soit efficace pour décourager les prédateurs cherchant à déterrer la Galéode. C'est le cas pour les Oiseaux (corbeaux par exemple) dont les fouilles, nous l'avons constaté, sont presque toujours vaines.

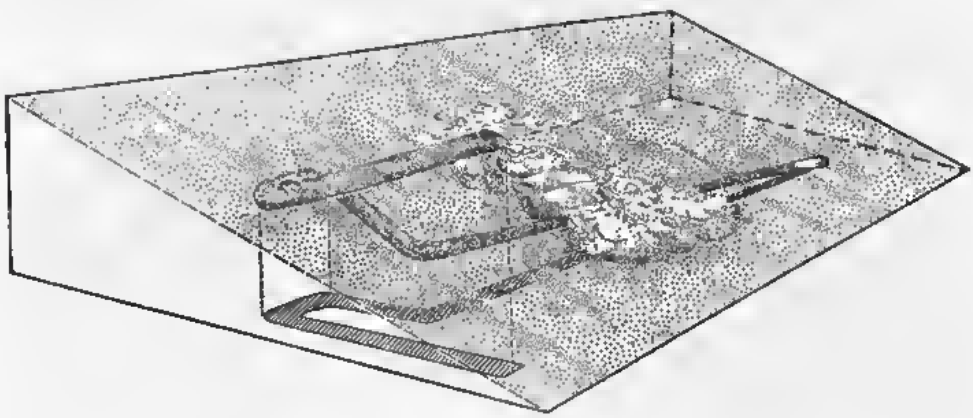


Fig. 3. — Représentation schématique dans l'espace d'un terrier d'*Othoes saharae*, avec projection à l'horizontale.

C. — CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DE L'ABRI.

Par suite de la faible pente et du tracé particulier de la galerie, la loge terminale ne se trouve guère qu'à une profondeur de 10 ou 12 cm, parfois moins. Quelles sont les conditions de température et d'hygrométrie qui règnent dans le sable à cette profondeur ?

F. Pierre (1958) a relevé pour chaque saison, et à différentes heures de la journée, la température du sable dans l'erg près de Béni-Abbès. A une profondeur de 10 cm, les minima (06 h) et les maxima (15 h) sont de :

Au printemps	22°C 5 et 33°C 9
En été	34°C 5 et 44°C 2
En automne	21°C 3 et 31°C 5
En hiver	10°C 9 et 16°C 1

Source : MNHN, Paris

Nos propres mesures effectuées au mois de juin seulement, ont corroboré les résultats obtenus en été par F. PIERRE.

Pour mesurer l'humidité relative de l'atmosphère interne du sable, F. PIERRE a enterré, en les protégeant, des hygromètres à cheveu enregistreurs à des profondeurs de 70 et 50 cm, au mois de juillet. Les appareils ont indiqué des degrés hygrométriques variant très peu et s'établissant respectivement à 62 % et 51 %. A partir de ces données, on pouvait supposer qu'en se rapprochant de la surface, le degré hygrométrique tendait à égaler, quant aux valeurs et aux variations diurnes, celui de l'air libre, qui, en été, varie entre des minima de 10 à 15 % et des maxima de 25 à 30 %. Les mesures que nous avons faites à 12 cm de profondeur confirment cette hypothèse.

Nous avons utilisé deux appareils à fils hygroscopiques, d'une part un hygromètre sonde du type « sabre » (qu'on emploie habituellement pour contrôler l'humidité des rouleaux de papier ou des coupons de tissus); d'autre part un simple cadran d'un diamètre de 8 cm. Tous deux furent étalonnés dans une atmosphère à 20 %.

1° Mesures à l'hygromètre sabre.

L'élément sonde, en forme de fourreau de sabre, est percé d'orifices sur une vingtaine de centimètres. Seuls sont conservés les plus inférieurs, sur une longueur de 2 cm; les autres sont obturés à l'aide d'un ruban adhésif. Puis la sonde est protégée par un étui de gaze destiné à empêcher le sable de pénétrer par les trous. L'appareil est alors enfoncé dans le sable de manière à ce que la zone perforée se situe entre 10 et 12 cm de profondeur. Les lectures faites le lendemain (17 mai 1964) ont donné à 05 h : 16 % et à 19 h : 14 %.

2° Mesures à l'hygromètre cadran.

Des trous de 2 à 3 mm de diamètre sont pratiqués dans le fond du boîtier, puis celui-ci est posé à plat dans une excavation de 12 cm de profondeur et protégé par une boîte de PÉTRI retournée. L'excavation est refermée; les lectures faites le lendemain (17 mai 1964) ont donné à 05 h : 18 % et à 19 h : 12 %.

Ce jour-là, le degré hygrométrique de l'air, relevé au psychromètre, était à 05 h de 25 % et à 19 h de 13 %. Il semble donc qu'un Solifuge enterré jouisse d'une atmosphère dont l'humidité relative est un peu inférieure à celle de l'air libre, en raison sans doute de la haute température (jusqu'à 60 °C) que le sable atteint en surface, desséchant ainsi l'air à son voisinage (F. PIERRE a observé qu'en été l'humidité relative de l'air, à + 10 cm, variait au cours de la journée de 0 à 8 %). Pendant sa période de franche activité (début mai à fin septembre), le Solifuge vit donc en atmosphère très sèche : entre 10 et 25 % d'humidité relative, parfois moins sans doute. Pendant la diapause hivernale (début novembre à fin mars), cette atmosphère est plus humide, variant vraisemblablement entre 30 et 60 % (nous n'avons pu faire aucune mesure en hiver).

Source : MNHN, Paris

D. — TOLÉRANCES ET EXIGENCES D'*OTHOES SAHARAE* EN MATIÈRE CLIMATIQUE.

Il ressort du paragraphe précédent qu'*Othoes saharae* ne recherche pas en fin de compte des conditions de température et d'humidité très différentes de celles qui règnent en plein air. Les maxima de température que connaît l'animal enfoui (44 °C en été, 16 °C en hiver) sont très voisins des maxima relevés sous abri à l'air libre. Quant aux minima, ils sont nettement supérieurs à ceux de l'atmosphère extérieure : 34 °C au lieu de 27 en été; 11 à 12 °C au lieu de 3 en hiver. C'est finalement dans ce dernier cas que l'abri souterrain joue un rôle décisif à l'égard du facteur température : l'animal en diapause ne supporterait pas longtemps des températures aussi basses.

En ce qui concerne l'humidité, nous avons vu qu'elle doit toujours être, dans le terrier, très voisine de celle régnant à l'extérieur. Si *Othoes saharae* s'enterre, c'est donc essentiellement pour échapper, en été au rayonnement solaire meurtrier, en hiver au froid très vif.

Le comportement des animaux élevés au laboratoire confirme une adaptation très nette au climat tropical. Nous utillsons habituellement pour nos élevages une enceinte dans laquelle règnent une température constante de 38 à 40 °C et une humidité relative, également à peu près constante, d'environ 15 %. Nous y avons gardé de nombreux individus pendant deux à trois mois. Ils se sont très bien comportés, se nourrissant bien et muant normalement, sans paraître en rien souffrir de leurs conditions de vie. Or, à l'occasion de chaque mue, ces mêmes animaux restent couramment quarante jours sans manger (ni boire) entre le moment où ils cessent de s'alimenter et celui où ils reprennent leur activité après avoir mué. Si on considère qu'à la fin de leur jeûne leur amaigrissement n'est pas extrême, il faut admettre qu'ils disposent de moyens efficaces d'économie de l'eau, d'un intérêt certain et qui restent à étudier. Cette conclusion ressort mieux encore de l'expérience suivante.

Quatre spécimens d'*Othoes saharae*, ayant cessé de se nourrir, sont disposés dans un exsiccateur à acide sulfurique pur, donc dans une atmosphère parfaitement sèche, à une température de 35 °C. Trente-quatre jours après, quand l'expérience dut être arrêtée, l'un d'eux avait mué et les deux autres avaient largement entamé les processus de mue, sans paraître aucunement affectés.

Par contre, nos Galéodes semblent s'accommoder assez mal d'une atmosphère très humide. Parallèlement à l'expérience rapportée ci-dessus, nous avons placé quatre individus dans un exsiccateur garni d'eau pure, à la même température de 35 °C. L'un d'eux mourut au bout de treize jours, un autre au bout de dix-neuf jours. Les deux autres survivaient lorsque l'expérience dut être arrêtée au bout de trente-quatre jours.

Nous avons également recherché les températures léthales supérieure et inférieure et procédé dans ce but aux expériences suivantes.

Six animaux furent placés dans une enceinte à 50 °C et 5 % d'humidité relative pendant 15 heures, replacés à 30 °C pendant 10 heures et soumis à nouveau à une température de 50 °C pendant 15 heures. Puis ils

Source : MNHN, Paris

furent définitivement remis en élevage à une température de 35 °C et gardés en observation pendant six semaines. Ils manifestèrent un comportement normal et quatre d'entre eux muèrent.

Six autres animaux furent placés à 52 °C pendant 6 heures, replacés à 30 °C pendant 12 heures et à nouveau à 52 °C pendant 12 heures. Tous les six moururent au cours de la journée qui suivit l'expérience.

On peut donc fixer à 50 °C la température maxima compatible avec le maintien de la vie sans troubles graves.

Pour évaluer la température minima que peut tolérer *Othoes saharae* pendant sa longue diapause hivernale, nous avons soumis cinquante individus enfouis dans du sable à une température de 5 °C et à une humidité relative de 60 % pendant quarante-cinq jours. Replacés ensuite à 30 °C et 20 % d'humidité relative, vingt-deux d'entre eux revinrent à la vie et subirent une mue. Il est probable qu'un moindre taux d'humidité aurait permis des survies plus nombreuses.

En conclusion, il apparaît qu'*Othoes saharae* peut s'accommoder de températures allant de 5 à 50 °C et que, de fait, il en subit couramment qui s'étagent de 10 à 45 °C.

Mais à l'intérieur de ce domaine assez vaste, il faut distinguer des seuils car le comportement de ce Solifuge (et vraisemblablement des autres Solifuges sahariens) dépend étroitement des fluctuations thermiques. Nous avons pu constater en élevage que l'optimum se situait entre 35 et 45 °C, soit en moyenne 40 °C. C'est à cette température que l'activité est la plus grande et le développement le plus rapide. Entre 25 et 35 °C, l'activité des animaux est nettement plus sporadique, leur vivacité moins grande et leur développement plus long. Au-dessous de 25 °C, l'activité devient presque nulle; l'animal ne chasse plus, ne se nourrit pratiquement plus, et il n'y a plus du tout de mues. Enfin, au-dessous de 20 °C, il entre en diapause complète.

Ces observations sont corroborées par les résultats des récoltes sur le terrain. Au printemps, tant que les maxima quotidiens sous abri météo n'atteignent pas 30 °C, les recherches sont très peu fructueuses, les Galéodes ne sortant pas. Il en est de même dès que le thermomètre retombe au-dessous de cette valeur, que ce soit momentanément comme cela peut se produire en mai, ou définitivement, à la fin octobre.

Ainsi, ce Solifuge doit être considéré finalement comme sténotherme, car son activité vitale ne s'épanouit que dans un domaine thermique assez étroit, situé d'ailleurs très haut, beaucoup plus haut par exemple que pour les Scorpions méditerranéens.

E. — RYTHMES D'ACTIVITÉ CHEZ *OTHOES SAHARAE*.

Il faut en distinguer plusieurs selon qu'on se réfère à l'alternance des jours et des nuits, au cycle d'intermue, ou à celui des saisons.

1° Rythme nycthéméral.

Othoes saharae, comme les autres Solifuges sahariens que nous avons pu observer, est strictement nocturne. Il ne quitte son terrier que la nuit

Source : MNHN, Paris

tombée. On peut s'interroger sur la nature du stimulant qui l'incite à quitter son abri. A 10 cm de profondeur, l'abaissement de température entre 15 h (heure la plus chaude) et 22 h (heure approximative de sortie) n'est guère que de 4 à 5 °C. Il paraît peu probale que le Solifuge puisse ressentir comme un signal un écart aussi faible relativement (de 45 à 40 °C) et aussi lent à s'établir. Comme le facteur lumière ne joue évidemment pas et que les variations hygrométriques quotidiennes sont très faibles en été, on peut envisager l'existence d'une « horloge » endocrine.

Les *Othoes saharae* chassent la nuit pendant cinq à six heures, consommant sur place les proies capturées, puis ils se préoccupent de s'enterrer à nouveau avant que la nuit ne prenne fin. Nos excursions dans l'erg, toujours entreprises dès l'aube, ne nous ont permis que deux fois de surprendre un individu creusant son terrier. Dans ce cas aussi il faut donc admettre que l'initiative de l'animal résulte d'un facteur interne qui pourrait très bien être, plus que la satisfaction (aléatoire) de l'appétit, la fatigue d'une longue course.

2° Rythme d'activité en fonction des mues.

Nous étudierons le cycle d'intermue dans le chapitre suivant. Disons seulement ici que, pour chaque stade nymphal, le laps de temps pendant lequel l'animal prépare sa mue, l'effectue et se rétablit du choc physiologique qu'elle représente, est beaucoup plus long que celui durant lequel il sort chaque nuit. Au cœur de l'été, pour peu que les chasses soient fructueuses, le rapport entre ces deux périodes peut atteindre une valeur de six à un et même de huit à un.

3° Rythme saisonnier.

Nous avons vu que l'activité d'*Othoes saharae* dépend étroitement de la température. Aux environs de Béni-Abbès, il devient à peu près impossible d'en récolter dès le 15 octobre, date à laquelle, en général, les maxima quotidiens n'atteignent plus 30 °C. On ne peut en trouver à nouveau avant le mois d'avril. Encore un refroidissement passager ou une pluie de printemps d'importance moyenne (1) peuvent-ils retarder la reprise d'activité définitive jusqu'au mois de mai. On peut donc fixer approximativement la période de pleine activité du 1er mai au 1er octobre. Cette période de l'année correspond aux phases estivale et post-estivale selon F. Pierre. Notons avec lui que ces phases représentent essentiellement le domaine d'activité des formes nocturnes en général.

Othoes saharae subit donc une diapause hivernale de cinq mois au moins. Cette diapause n'est d'ailleurs pas uniquement déterminée par des conditions de température. Comme nous le verrons plus loin (chapitre II), elle est obligatoire : si, au mois d'octobre, on maintient artificiellement la température à une valeur élevée, les animaux en expérience n'en ralentissent pas moins leur activité et meurent dans le courant du mois de décembre.

---

(1) La pluie de 20 mm. tombée en avril 1959, mouilla le sable jusqu'à 20 cm de profondeur. Il fallut ensuite une vingtaine de jours pour que cette eau s'évapore, phénomène qui provoqua pendant cette période un abaissement notable de la température à l'intérieur de la couche superficielle de sable, si bien que les Galeodes ne quittèrent leur retraite qu'en mai.

Source : MNHN, Paris

F. — PROIES ET ENNEMIS.

Pendant ses sorties nocturnes, *Othoes saharae* chasse à courre, ce qui répond à sa conformation. De formes plus légères et plus élancées que les *Galeodes* et *Galeodibus*, pourvu de chélicères plus grêles et de pédipalpes plus fins, il est très agile et très rapide (nous avons « chronométré » plusieurs spécimens en terrain sableux à peu près plat : ils couvrent une centaine de mètres en 35 secondes environ). Ces animaux parcourent aisément dans la nuit une dizaine de kilomètres, comme nous l'ont montré certaines pistes que nous avons suivies, et certainement davantage le plus souvent.

Les Arthropodes susceptibles de leur servir de proies ne sont pas très nombreux. Ils doivent répondre aux conditions suivantes : être nocturnes, être errants, ne pas posséder des téguments trop coriaces. Il n'y a guère que certains Ténébrionides *Erodiini* qui répondent à ces trois conditions. Or, on sait depuis les observations du lieutenant Danque, rapportées par P. de Peyerimhoff (1938, que la Galéode du Grand Erg Oriental (identifiée depuis comme *Othoes saharae*) s'attaque précisément à des *Erodiini* (particulièrement *Erodius* Luc.) dont les carapaces vidées et éventrées, parsemant les dunes, avaient déjà intrigué Peyerimhoff.

Nous avons nous-même trouvé dans les dunes du Grand Erg Occidental, près de Béni-Abbès, de nombreux cadavres d'*Erodiini* ainsi mutilés, particulièrement *Erodius exilipes* et *Leptonychus curvicornis* Peyer. Dans nos élevages, nous avons proposé ces proies à *Othoes saharae* et nous avons pu vérifier qu'il s'en empare et qu'il les dévore, ne laissant que des débris analogues à ceux décrits ci-dessus. Il est donc très probable que ces *Erodiini* constituent l'essentiel de l'alimentation de notre Solifuge (1). Peuvent être aussi consommées quelques chenilles et quelques larves de Tenebrionides (bien que leur façon de progresser sous la surface du sable les rende peu vulnérables). Enfin, il est vraisemblable que des *Othoes* servent souvent de proies à des congénères car nous avons pu constater en élevage que le cannibalisme était chose courante.

En ce qui concerne les très jeunes Galéodes qui, de par leur taille, ne peuvent guère s'accommoder de ces proies, il est vraisemblable qu'elles consomment des Termites (*Psammotermes hybostoma* Desneux) et aussi des Lépismes (*Mormisma peyerimhoffi* Silv.), très abondants dans l'erg. Mais nous ne possédons là aucune donnée certaine, n'ayant pas réussi à élever de très jeunes animaux (premier et deuxième stades nymphaux).

Quant aux ennemis, il est évident qu'ils doivent être nocturnes, rapides et bien armés. Parmi les Arthropodes, on ne voit guère que le Scorpion de l'erg : *Buthacus leptochelys* et les Araignées *Cerbalopsis villosa* et *Cerbalus sahariensis*. Le premier est certainement un adversaire redoutable pour *Othoes saharae;* si les deux Arachnides sont mis en présence dans une enceinte de dimensions assez faibles, l'affrontement se termine toujours

(1) Il est intéressant de noter que ce sont également les proies les plus habituelles des grandes Araignées de l'erg dont nous parlons plus haut : *Cerbalopsis villosa* et *Cerbalus sahariensis*. Nous avons fréquemment trouvé, au fond de leurs terriers, de nombreuses carapaces d'*Erodius exilipes*, de *Leptonychus curvicornis*, et aussi de *Foleya brevicornis* Peyer. (Jezequel et Junqua 1965).

Source : MNHN, Paris

très vite par la victoire du Scorpion qui maintient le Solifuge à distance avec ses pinces et le pique sans difficulté. Ainsi, la conviction, très répandue parmi les populations sahariennes, que la Galéode triomphe du Scorpion, n'est nullement fondée. Mais dans les conditions naturelles, il ne semble pas qu'un *Othoes*, très rapide et agile, coure grand risque de tomber au pouvoir d'un *Buthacus*, avec qui il ne paraît pas rechercher le combat.

Il est probable, par contre, qu'il affronte les *Cerbalopsis* et *Cerbalus* lorsqu'il passe près de leur affût. Il nous est arrivé plusieurs fois de trouver au petit matin, aux abords de son terrier, une de ces Araignées, autotomisée de la plupart de ses pattes; le sable alentour portait les traces d'une bataille acharnée avec une Galéode. Il y a tout lieu de penser que dans une telle bataille, cette dernière a le plus souvent le dessus mais n'exploite pas toujours à fond son avantage. En tout cas, nous n'avons jamais trouvé de débris de Solifuge dans les très nombreux terriers de *Cerbalus* et de *Cerbalopsis* que nous avons fouillés.

Il semble donc bien que les plus redoutables ennemis d'*Othoes saharae* ne soient pas des Arthropodes, mais plutôt des Vertébrés : peut-être le « poisson des sables », *Scincus scincus laterimaculatus*, le seul Lézard de l'erg franchement nocturne (en été du moins) et très probablement le Hérisson (*Erinaceus deserti* Loche), le Zorille (*Poecilictis lybica vaillanti* Loche) et surtout le Fennec (*Fennecus zerda zerda* Zimm.) qui est friand de Galéodes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LA CROISSANCE

A. — LA PHASE LARVAIRE.

Othoes saharae, comme tous les Galéodidés dont nous avons observé la reproduction (*Galeodibus olivieri* Simon, *Galeodibus timbuktus brunneipalpis* Roewer, *Galeodes barbarus* Lucas), est ovovivipare. Les œufs, au nombre de 40 à 110 selon la taille de la femelle, sont pondus à un état de développement avancé. Dans les douze heures qui suivent la ponte, ils éclosent : le prosoma, qui se trouvait reployé, sa face ventrale plaquée contre la face ventrale de l'abdomen, se redresse, faisant ainsi éclater le chorion. Aucun organe d'éclosion n'intervient au cours de ce processus.

Les jeunes qui naissent ainsi méritent l'appellation de *larves* que leur a attribuée VACHON. Incapables du moindre mouvement, ils sont aussi aveugles, les yeux faisant entièrement défaut. Il s'agit là d'un stade fœtal, pendant lequel s'effectue l'essentiel de l'organogenèse aux dépens des réserves vitellines encore très importantes lors de la ponte.

1° Morphologie externe des larves.

La larve d'*Othoes saharae* présente un aspect très voisin de celle de *Galeodes arabs* C. L. K., décrite en 1958 par VACHON, bien que la disposition des appendices soit légèrement différente (voir fig. 4). On retrouve en particulier les neufs paires de soies abdominales; par contre, les appendices, chez la larve d'*Othoes saharae*, sont dépourvus de soies à leur extrémité et le doigt mobile des chélicères ne présente aucune différenciation assimilable à une dent d'éclosion (le mode d'exuviation exclut d'ailleurs, comme nous le verrons, qu'une dent chélicérienne puisse jouer ce rôle).

Les stigmates, virtuels et non fonctionnels, ne se discernent pas. Histologiquement, ils se présentent comme les orifices de simples invaginations ectodermiques en doigts de gant.

Il n'existe aucune trace, chez la larve, de l'articulation qu'on peut observer sur les stades suivants entre les coxa des deuxième et troisième paires de pattes et au niveau de laquelle se situent les stigmates thoraciques.

Quant à la segmentation des appendices, qualifiée d' « imprécise » par VACHON chez *Galeodes arabs* et d' « incomplète » par LAWRENCE (1947) chez *Solpuga hostilis* White, nous la considérons comme inexistante chez *Othoes saharae*, comme CHONEBERG chez *Galeodes araneoïdes* Pallas. Seules les coxa sont marquées. Les trochanters sont déjà indiqués de façon peu distincte et les articles suivants sont absolument indiscernables chez la larve nouvellenée.

Cette restriction est importante. Il faut bien considérer en effet que la notion de larve est assez abstraite, qu'elle ne correspond pas à une réalité

Source : MNHN, Paris

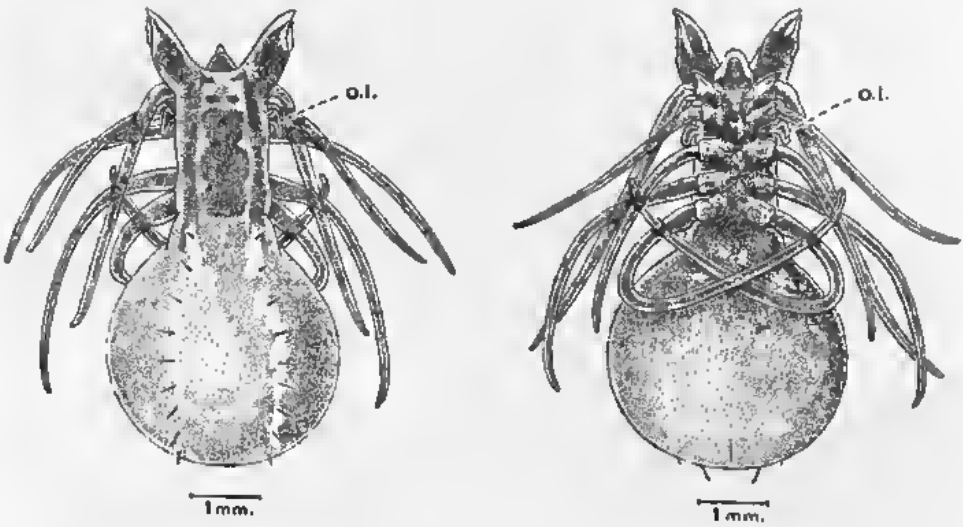


FIG. 4. — Larve d'*Othoes saharae* aussitôt après la ponte, quand le tégument embryonnaire adhère encore à l'ectoderme. A : vue dorsale; B : vue ventrale. o.l. : organe latéral.

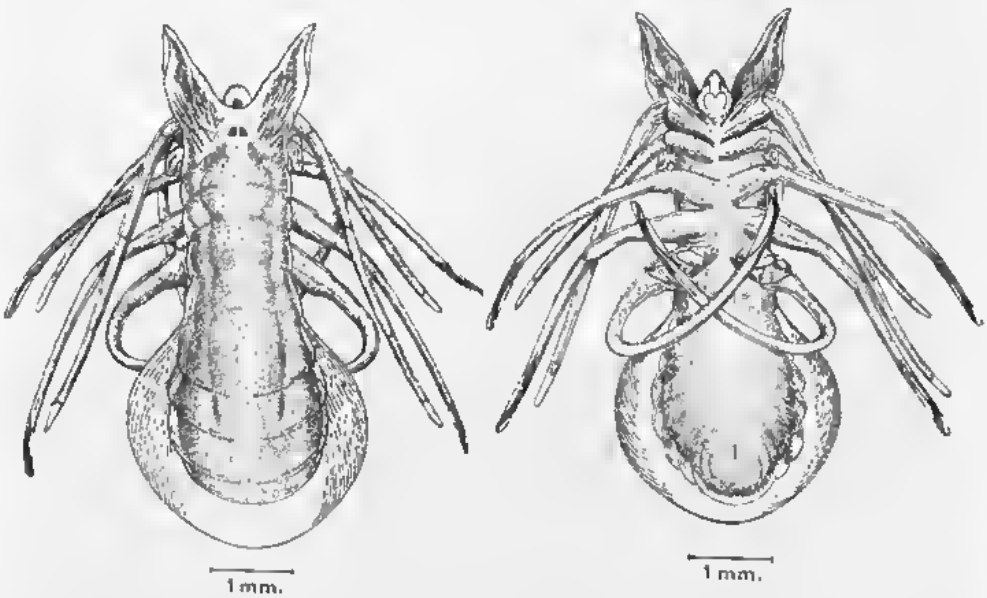


FIG. 5. — Larve d'*Othoes saharae* six jours après la ponte. La larve est rétractée à l'intérieur de son tégument. On distingue déjà les yeux, les soies, les griffes, les raquettes coxales et la segmentation des appendices. A : vue dorsale; B : vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

définie et stable, à moins de ne considérer la larve qu'au moment de son éclosion, sitôt après la ponte (et c'est cette façon de voir que nous adoptons). On ne peut pas considérer le stade larvaire de la même façon que les stades nymphaux qui lui succèdent. Pendant un stade nymphal, l'animal reste semblable à lui-même, tant morphologiquement que physiologiquement, durant un laps de temps appréciable, jusqu'à ce que se déclenchent les processus de mue qui le conduiront au stade suivant. Or, le début du stade larvaire coïncide précisément avec le début de ces processus, sans que la larve ait vécu au préalable une vie qui lui soit propre.

Dans un élevage à une température de 35 °C, le stade larvaire, de la ponte à la première exuviation, dure douze jours. Dès la fin du premier jour, on constate le décollement du tégument. Le second jour, la larve se rétracte à l'intérieur de cette enveloppe qui n'est déjà plus que son exuvie. Le troisième jour, les organes latéraux ne sont plus que des bourses vides et l'on commence à distinguer à travers la cuticule une segmentation des appendices caractéristique non pas de la larve, mais du premier stade nymphal. Ensuite apparaissent les raquettes coxales et les soies, épines et griffes, qui se pigmentent progressivement (voir fig. 5).

La période larvaire est donc assimilable à la phase qui, chez une nymphe d'âge quelconque, s'étend de l'*adoption de la posture de mue* à l'*exuviation*. Mais ce n'est pas seulement une mue qui s'effectue; c'est aussi, parallèlement, la réalisation dans leur état définitif des principaux organes qui étaient à peine ébauchés, ou même inexistants (système trachéen), lors de la ponte. Ainsi le stade larvaire apparaît-il comme doublement fluide; c'est davantage à une chrysalide qu'à une larve qu'il faudrait le comparer.

2° L'organogenèse.

Pour les raisons données plus haut, il est impossible de parler de l'anatomie des larves. C'est plutôt son évolution que nous étudierons ici, en partant de la larve à son éclosion, voire d'un stade embryonnaire plus précoce (plusieurs jours avant la ponte).

a) Le système nerveux.

Nous avons pu suivre sa formation depuis son individualisation à partir de l'ectoderme, qui commence à se produire quatre jours avant la ponte, jusqu'à sa condensation complète qui s'observe tout à fait à la fin du stade larvaire.

Pour cela il nous a fallu obtenir des adultes par élevage et les faire s'accoupler au laboratoire. Après quoi, les femelles ont été élevées à une température constante de 38 °C et nourries à satiété. Nous avons déterminé dans ces conditions : d'abord le laps de temps approximatif au bout duquel intervient la fécondation dans les voies génitales femelles en cours de développement (et qui varie évidemment avec le degré de maturité sexuelle de la femelle au moment de l'accouplement : voir chapitre suivant); ensuite la durée de l'incubation, qui est de huit jours environ. Puis nous avons sacrifié des femelles de 24 h en 24 h à partir du sixième jour avant la ponte. Pour l'étude de l'organogenèse larvaire (entre la ponte et la mue larvaire dont nous parlons un peu plus loin), nous avons placé à 35 °C l'ensemble des larves provenant d'une seule ponte (une centaine) et en

Source : MNHN, Paris

avons fixé deux toutes les 24 h (une au CARNOY, une au BOUIN ordinaire jusqu'à ce qu'intervienne, au bout de dix jours, la mue des survivantes.

La connaissance de tous les aspects successifs, et particulièrement les plus précoces, qu'offre le système nerveux embryonnaire et fœtal d'*Othoes saharae*, nous a permis d'accéder à une compréhension très satisfaisante de son développement et à une meilleure interprétation des données dont on dispose à l'heure actuelle relativement aux Solifuges et à certains groupes voisins. En ce qui concerne les Solifuges, celles-ci proviennent essentiellement du travail de KÄSTNER (1952 b) sur *Solpuga hostilis* et sont très fragmentaires, l'auteur n'ayant guère pu étudier que des larves fixées peu après la ponte. Avant lui, HEYMONS (1904), à l'occasion d'observations sommaires sur *Galeodes caspius* Birulo, avait décelé l'existence d'un neuromère préchélicérien.

— Mode de formation du système nerveux central chez *Othoes saharae*.

• *La chaîne nerveuse ventrale.* Nous la considérons à partir du ganglion des pédipalpes, puisqu'il est classique d'inclure le ganglion chélicérien (tritocerebron) dans le cerveau, mais on pourrait aussi bien la considérer en partant de ce dernier qui se place sans transition en avant des autres, sans s'en distinguer aucunement quant à l'aspect et à l'embryogenèse et qui, d'ailleurs, ne devient pas vraiment préoral mais reste latéro-œsophagien.

Tous les ganglions de la chaîne se forment de façon identique et appellent les mêmes observations. Cependant, le processus neuroblastique débute à l'extrémité céphalique de l'embryon et se propage en direction postérieure de telle sorte qu'il existe un léger décalage entre les stades de développement de deux ganglions successifs. La fig. 6 rend compte de ce phénomène déjà signalé chez certains Arachnides et Myriapodes Diplopodes.

Nous n'avons pas observé, lors de la formation de la chaîne nerveuse, l'apparition préalable à la surface de l'ectoderme de *cordons nerveux* (*nerve cord* ou *Nervenstrang* des auteurs de langue anglaise ou allemande). La première esquisse de la chaîne ventrale n'est nullement continue, mais consiste au contraire en une succession d'ébauches parfaitement distinctes les unes des autres. Ces ébauches, manifestement métamériques, sont paires et correspondent aux futurs neuromères. Elles apparaissent sous forme d'invaginations sacciformes caractérisées; le processus évoque un bourgeonnement qui se propagerait d'avant en arrière, et se déroule de la façon suivante.

En des points privilégiés et consécutifs de l'ectoderme ventral, dans la région axiale du corps, se développe une activité mitotique centrée sur ces points, qui aboutit à la formation d'un disque pluristratifié. Celui-ci se déprime de plus en plus à mesure qu'il se constitue, présentant ainsi une concavité ventrale qui ne cesse de s'accentuer. Par suite d'une croissance différentielle du centre du disque, son bord se recourbe et se resserre. On en arrive ainsi à la réalisation d'une série de bourses dont le fond est plus épais que les bords et qui, au niveau de l'orifice, restent en continuité avec un ectoderme demeuré unistratifié et banal même dans les espaces interganglionnaires (voir pl. IX, fig. 1 et 2). Mais à ce stade, cette continuité est bientôt rompue et les vésicules s'isolent l'une après l'autre, la plus antérieure d'abord.

Source : MNHN, Paris

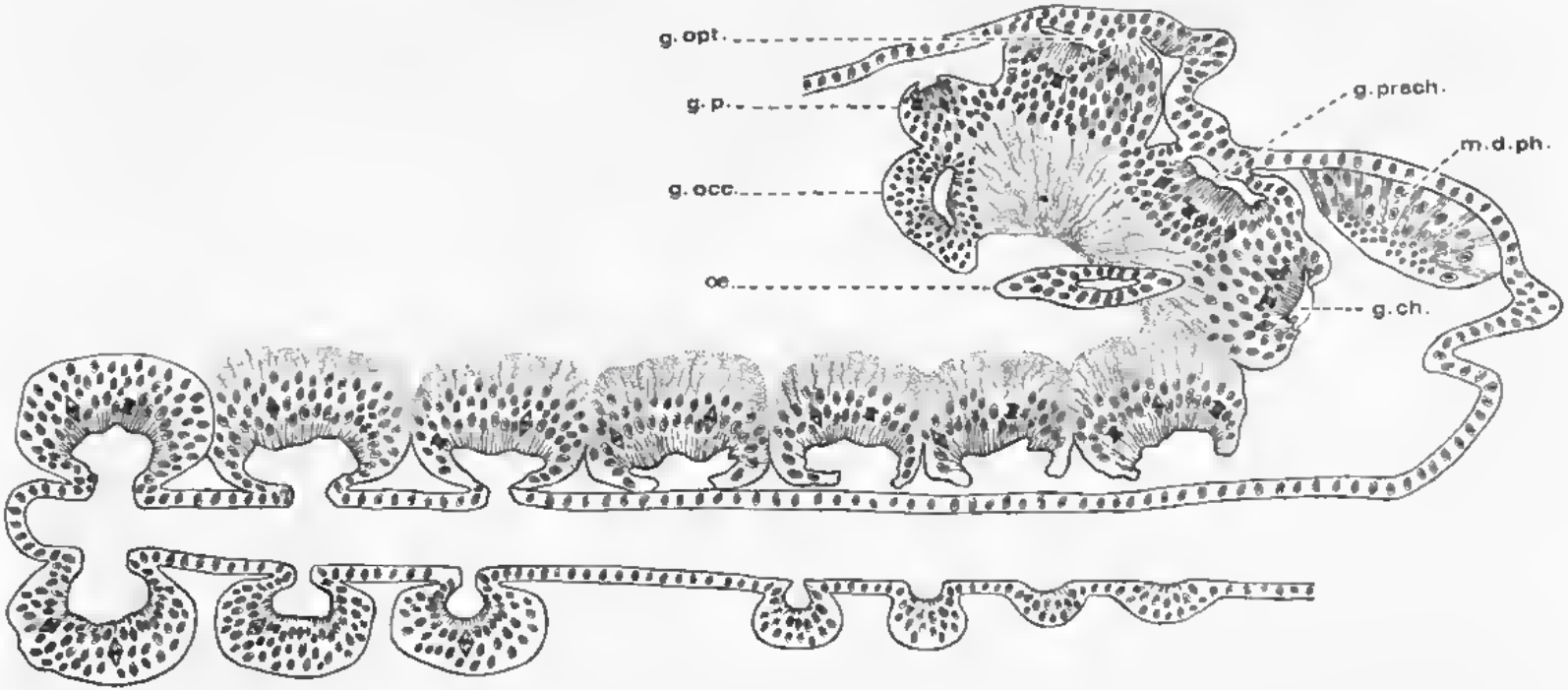


FIG. 6. — Formation embryonnaire du système nerveux central chez *Othoes saharae*. Le repliement de la chaîne ventrale est dû à ce que, dans l'embryon, et jusqu'à l'éclosion des larves, le prosoma est rabattu et plaqué sur l'abdomen. Les quatre derniers ganglions sont séparés des précédents par un hiatus net. Le développement asynchrone des différents ganglions (d'autant plus tardif que ces derniers sont plus postérieurs) permet de suivre la formation des *organes ventraux* et le développement des ganglions sur un même embryon.

g.occ. : ganglion occipital; g.p. : ganglion pariétal; g. opt. : ganglion optique; g. préch. : ganglion préchélicérien; g. ch. : ganglion chélicérien; m.d.ph. : muscles dilatateurs du pharynx; œ : œsophage.

Source : MNHN, Paris

Ainsi l'ébauche de chaque ganglion offre successivement l'aspect d'un disque, d'un croissant, d'un follicule. Dans les trois cas, elle présente une structure radiaire, décrivant au début 180°, à la fin près de 360°, et qui découle de l'orientation des mitoses et de la migration des cellules-filles par rapport au centre. Les cellules qui restent groupées autour du centre, et qui ont valeur d'initiales, semblent rayonner à partir de lui du fait de leur forme longue et effilée et de la situation distale de leur noyau. Cette structure radiaire persiste jusqu'à ce que le ganglion soit pratiquement édifié. On peut ainsi distinguer dans l'ébauche ganglionnaire, d'une part une zone ventrale, formée de cellules-initiales disposées en étoile autour de la cavité centrale, et qui représente un centre de prolifération (on y observe toujours de nombreuses mitoses) et de migration; d'autre part une zone dorsale représsntant le ganglion proprement dit qui s'édifie avec le matériel cellulaire en provenance de la zone ventrale (c'est au niveau de cette zone que s'effectue la transformation en neurones des cellules épithéliales). Environ 48 h avant la ponte, les neuropiles commencent à se développer à la face supérieure des ganglions.

Peu après leur séparation de l'ectoderme, les ganglions se rapprochent d'une part de leur homologue segmentaire, d'autre part de leur prédécesseur et de leur successeur, avec lesquels ils fusionnent. Les commissures et les connectifs se forment lors de cette coalescence à partir du matériel ganglionnaire; ils ne dérivent pas d'ébauches distinctes.

La cavité d'invagination persiste quelque temps après la cessation de l'activité mitotique de la zone ventrale et son ouverture, assez large, reste discernable deux ou trois jours après la ponte. Puis la masse ganglionnaire occupe la cavité qui se trouve refoulée ventralement jusqu'à ce qu'il n'en subsiste aucune trace.

Au moment de la ponte, la chaîne nerveuse se présente comme une longue et mince formation continue et homogène, dans laquelle il est encore possible, bien qu'assez aléatoire, de distinguer les neuromères les uns des autres (voir pl. IX, fig. 3). Mais, progressivement, les ganglions post-oraux se concentrent vers l'avant et le processus aboutit en quelques jours à la formation d'une volumineuse masse sous-œsophagienne dans laquelle seuls sont encore distincts, du fait de leur développement important, les cinq ganglions correspondant aux appendices; l'extrémité postérieure constitue une zone ganglionnaire confuse. Le caractère composite de cette zone sera attesté par la suite par la présence de cellules neurosécrétrices particulièrement abondantes.

• *Le cerveau.* Nous décrirons sa formation et sa constitution embryonnaire (voir pl. IX, fig. 4) en partant de son « sommet » (nous entendons par là son extrémité apicale, topographiquement postérieure).

Dans la région la plus apicale, on reconnaît aisément deux vésicules semi-lunaires qui se constituent à partir de profonds replis de l'ectoderme. Ces deux vésicules fusionnent très tôt pour donner une cavité impaire *occipitale* en forme de croissant. De telles formations (*cerebral grooves)* sont connues chez la plupart des Arachnides et considérées comme représentant le cerveau primordial. Elles correspondent topographiquement au corps central qui en provient sans aucun doute.

Immédiatement à la suite de cette ébauche impaire, on observe une paire de ganglions qus nous nommerons *pariétaux* et qui prennent nais-

Source : MNHN, Paris

sance de la même façon que les neuromères de la chaîne ventrale, à partir d'une invagination de l'ectoderme dorsal. La cavité centrale de ces éléments communique, au début de l'ontogenèse, avec celle du lobe occipital. Ces ganglions nous semblent pouvoir être assimilés aux *vésicules latérales* qui participent à la constitution de l'« archicerebron » chez les Araignées, tant les Aranéomorphes (R. Legendre, 1959) que les Mygalomorphes et les Liphistiomorphes (M. Yoshikura, 1955).

Ensuite, en se déplaçant toujours en direction du stomodeum, on trouve une paire de ganglions très volumineux que nous nommerons *optiques* car ils correspondent au territoire oculaire et innervent les yeux. Eux aussi se forment exactement selon le processus déjà décrit à propos de la chaîne ventrale. Mais dès leur individualisation, leur aspect prête à confusion car ils bourgeonnent chacun une vésicule qui représente le centre optique primaire. Nous pensons que ce sont les images correspondant à l'émission de cette vésicule que décrit Kästner (1952, b) sous le nom de *Aussenhohle*, formation qu'il considère comme une des trois paires de cavités dérivant des replis acronaux. Nous ne pouvons pas le suivre dans cette interprétation du cerveau.

Chez *Othoes saharae*, la vésicule issue du lobe optique (1) migre en direction dorsale (voir fig. 7) et atteint l'ectoderme superficiel. Celui-ci, aussitôt après la ponte, commence à développer un épais repli en forme de disque qui se sépare par délamination et représente la future rétine. Puis l'ectoderme superficiel s'épaissit à nouveau (comme il le fera à l'occasion de chaque mue), sécrète une différenciation tégumentaire qui constitue un cristallin globuleux et reprend son aspect banal. La rétine se moule sur ce cristallin en formant une concavité apicale. Quant à la vésicule, elle se moule à son tour sur la rétine, sa paroi externe (supérieure) restant très mince (on peut la considérer comme une post-rétine) tandis que sa paroi interne développe une *medulla*. La cavité de la vésicule prend ainsi une forme semi-lunaire et devient presque virtuelle, mais reste discernable. La traînée cellulaire qui n'a cessé de relier le ganglion optique à la vésicule bourgeonnée devient le nerf optique. Rappelons que cette disposition des centres optiques, générale chez les Antennates, ne se rencontre, parmi les Chélicérates, que chez les Solifuges.

Il existe encore, entre les ganglions optiques et les ganglions chélicériens, une paire de ganglions dans lesquels nous reconnaissons les ganglions *préchélicériens* décrits par Heymons (1904) et qui furent par lui assimilés au deutocerebron. Ces ganglions, parfaitement nets à leur naissance, ne se développent pas autant que leurs voisins et sont rapidement écrasés et masqués par la croissance des volumineux ganglions optiques et chélicériens. Toutefois on peut encore les distinguer un jour ou deux après l'éclosion de la larve. Ces ganglions préchélicériens subissent certainement une régression importante. Néanmoins, il en subsiste jusque chez l'adulte un vestige de grand intérêt. En effet les ganglions préchélicériens et optiques sont les seuls, de tout le système nerveux, dont l'invagination originelle ne disparaît pas. Les dernières cellules-initiales conservent leur disposition radiaire autour de la cavité primitive, ne subissent pas de différenciation

(1) En fait, cette vésicule, lors de sa formation, se trouve en rapport tant avec le lobe optique qu'avec l'ectoderme superficiel (voir fig. 7), et il est bien difficile de faire la part de ce qui revient à l'une et l'autre structure dans son élaboration.

Source : MNHN, Paris

nerveuse et acquièrent une fonction sécrétrice. On aboutit ainsi à la formation de deux paires de « glandes neurales » qui feront plus loin l'objet d'une étude détaillée (**Deuxième Partie, chapitre I**).

Les ébauches des ganglions préchélicériens évoquent en tout point celles des ganglions *chélicériens* qui leur font suite de part et d'autre de l'œsophage et complètent le cerveau. Rappelons que ces derniers sont primitivement post-oraux et sont généralement homologués au tritocerebron des Insectes et des Crustacés.

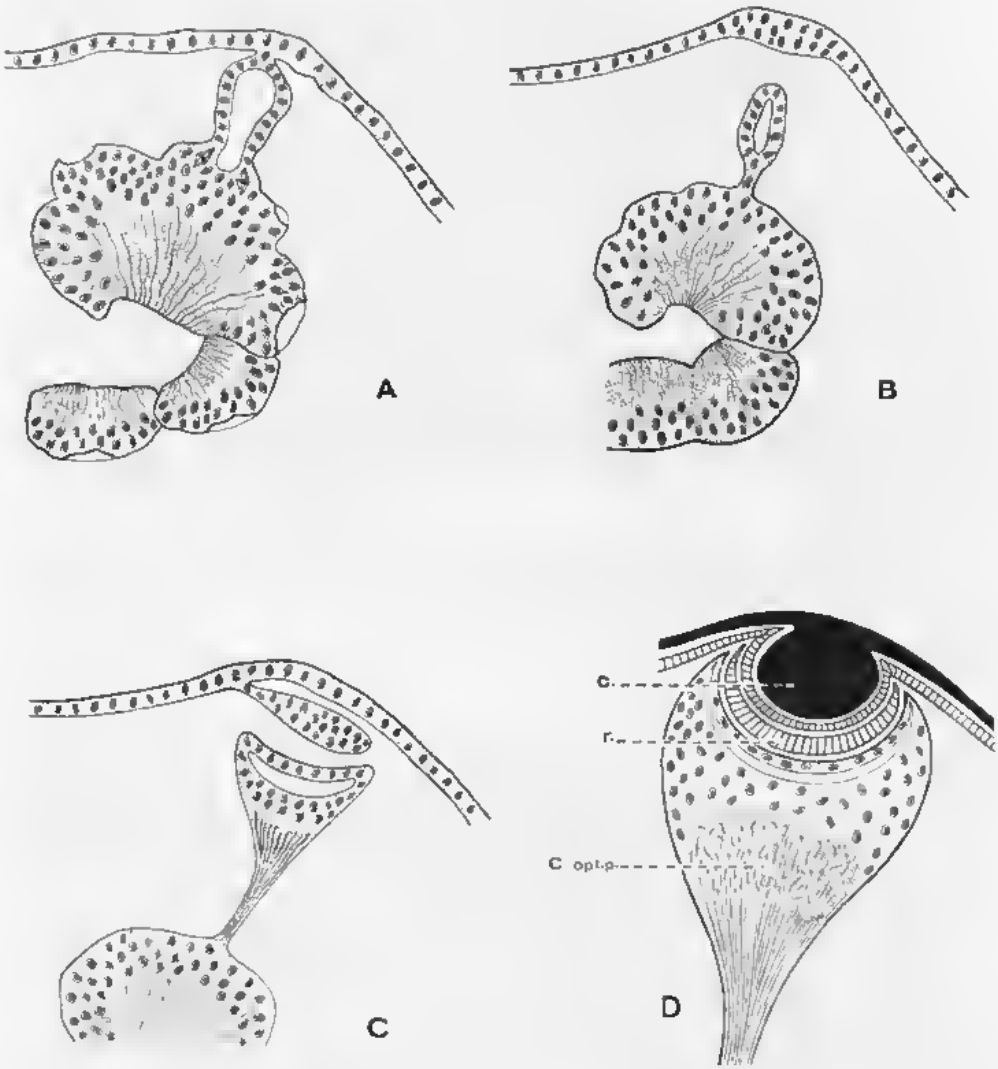


FIG. 7. — Représentation schématique de la formation embryonnaire de l'œil et de ses annexes. A : après l'édification du cerveau, les lèvres de l'invagination correspondant au ganglion optique restent en continuité avec l'épiblaste primitif. Il se forme ainsi une vésicule; B : cette vésicule se détache de l'épiblaste et se pédiculise cependant qu'au-dessus d'elle l'épiblaste s'épaissit; C : La vésicule migre dorsalement en prenant la forme d'une cupule tandis que le pédicule donne le nerf optique; un disque s'isole de l'épiblaste par délamination; D : l'épiblaste sécrète un volumineux cristallin tégumentaire (c), sur lequel se moulent le disque (rétine : r) et la vésicule, qui se différencie en centre optique primaire (c.opt.p.) et dont la cavité en croissant devient très ténue.

Source : MNHN, Paris

— La neuromérie.

• *La chaîne nerveuse ventrale.* Elle consiste en deux séries successives d'invaginations paires, séparées par un hiatus net.

La première est constituée de dix paires de ganglions (la première étant celle des pédipalpes). Du fait du repliement de la partie prosomatique de l'embryon sur la masse abdominale, elle apparaît repliée « en épingle à cheveux », car sa partie terminale se situe en territoire opisthosomien. Cette première chaîne ganglionnaire représente la future masse nerveuse sous-œsophagienne que KÄSTNER (1933) avait déjà considérée comme formée de dix neuromères, du fait de la répartition des nerfs. En corroborant cette conception de KÄSTNER, la mise en évidence de dix neuromères chez l'embryon confirme la réalité du segment prégénital.

La deuxième série, nettement abdominale, correspond au nodule ganglionnaire abdominal qu'on trouve chez l'adulte au niveau du segment génital. Il apparaît de façon très nette que cette série comporte quatre neuromeres et non pas cinq comme le supposait KÄSTNER. Il faut donc admettre qu'aux deux derniers segments abdominaux ne correspond aucune ébauche nerveuse ou que ces ébauches ont disparu au cours de l'évolution.

Ces quatre ganglions abdominaux distaux se concentreront pour former le nodule ganglionnaire abdominal qui se présente comme un simple renflement du rameau médian de la *cauda equina*.

• *Le cerveau.* La question essentielle que pose son interprétation est évidemment de savoir si l'ensemble des lobes ou ganglions situés au-dessus des ganglions chélicériens appartiennent au domaine de l'acron et représentent l'archicerebron, ou si certains d'entre eux relèvent de métamères céphalisés.

Pour pouvoir défendre à ce sujet un avis solidement fondé, il aurait fallu procéder à une étude plus générale de l'embryologie de la région céphalique (incluant le développement du mésoderme) et suivre minutieusement le devenir des différentes ébauches ganglionnaires constituant le cerveau en reconnaissant de façon précise ce qui revient à chacune d'elles. Nous n'avons pas encore eu la possibilité de le faire.

Cependant, *a priori* et de façon globale, le choix se réduit à deux attitudes fondamentales :

D'une part, adoptant la façon de voir de HANSTRÖM, HOLMGREN, SNODGRASS, on peut considérer que toute la région cérébrale antérieure aux ganglions chélicériens représente l'archicerebron; on pourrait alors définir le *protocerebron* comme l'ensemble du lobe occipital et des ganglions pariétaux et optiques et voir le *deutocerebron* dans les ganglions préchélicériens. Cette attitude implique la négation de la valeur segmentaire des organes ventraux pré-oraux.

D'autre part, adoptant les conclusions de CHAUDONNERET (1950), de TIEGS (1940, 1947), de DOHLE (1964), on peut réduire plus ou moins la part de l'archicerebron et admettre l'existence d'un ou deux neuromères céphalisés.

Source : MNHN, Paris

Nous considérons personnellement que, chez *Othoes saharae*, on peut attribuer en toute vraisemblance à l'acron le lobe occipital et les ganglions pariétaux (archicerebron) en se fondant sur l'aspect très particulier des ébauches du premier (replis étroits et profonds) et sur les rapports très étroits qu'il contracte avec les seconds (cavités communicantes).

Par ailleurs, il y a tout lieu également, selon nous, d'homologuer le ganglion préchélicérien aux ganglions suivants, du fait de la parfaite analogie qu'il présente avec eux. Ce ganglion fugitif appartiendrait donc à un métamère céphalisé dont le neuromère aurait régressé.

En ce qui concerne le ganglion optique, sa signification est moins manifeste, du fait de sa position nettement dorsale et de l'aspect un peu confus que lui confèrent ses relations avec la vésicule optique primaire (voir fig. 7). Mais il nous paraît que ces particularités ne doivent pas faire exclure *a priori* la nature segmentaire des ganglions optiques. La flexion postérieure très accentuée de la région céphalique des Arachnides peut très bien avoir amené en position dorsale un neuromère initialement post-oral. Quant aux images auxquelles donne lieu le bourgeonnement de la vésicule optique primaire, elles ne doivent pas abuser et faire oublier que, lors des premiers stades de sa genèse, le ganglion optique évoque tout à fait un *organe ventral* (voir fig. 6). L'existence d'une commissure pré-orale ne constitue pas non plus un argument décisif puisque, nous l'avons vu, la formation des commissures est tardive. D'ailleurs, chez les Pseudoscorpions (Weygoldt, 1964) et sans doute les Uropyges (Kästner, 1951), il n'apparaît pas de commissures chélicériennes sous-œsophagienne.

— Comparaison avec les autres ordres d'Arachnides et certains groupes affines.

• *La chaîne nerveuse ventrale.*

Il est encore admis classiquement, dans les ouvrages généraux actuels, que la formation du système nerveux central chez les Arachnides est conforme dans l'ensemble au schéma annélidien tel qu'on l'observe chez les Crustacés et les Insectes : apparition dans la région ventrale et axiale du corps, de deux épaississements ectodermiques longitudinaux continus, les *cordons nerveux*, qui se séparent de l'ectoderme par délamination et se métamérisent ensuite. Or, le processus que nous venons de décrire chez *Othoes saharae* présente par rapport à ce schéma une incontestable originalité. Il donne lieu à la formation, non pas d'une ébauche continue, mais d'autant d'ébauches que de ganglions, nettement distinctes, et qui se forment par invagination. Il se caractérise également par l'existence de centres de prolifération bien circonscrits qui s'érigent en véritables organes neuropoïétiques élémentaires.

Or, plusieurs auteurs, dans des mémoires parfois anciens, ont déjà signalé de telles modalités dans la formation embryonnaire du système nerveux chez plusieurs ordres d'Arachnides, mais la plupart du temps, à vrai dire, sans mettre l'accent sur leur originalité.

Ainsi, chez les Pseudoscorpions (J. Barrois, 1896, Weygoldt, 1964, 1965) et les Uropyges (W. Schimkewitsch, 1906; A. Kästner, 1950), on sait

Source : MNHN, Paris

que le système nerveux central post-oral se constitue exclusivement à partir d'ébauches métamériques invaginées (1) (2). Certains Pseudoscorpions présentent toutefois, selon WEYGOLDT, une particularité remarquable en ce qui concerne la partie prosomienne de la chaîne ventrale. A ce niveau, l'ébauche nerveuse initiale est représentée par deux tubes creux qui se fragmentent pour donner chacun cinq ébauches élémentaires creuses correspondant aux cinq ganglions des appendices. On peut supposer que ce processus est lié au fait que la segmentation du prosoma est très peu marquée ; les ébauches des cinq ganglions prosomiens seraient, chez certaines espèces, beaucoup moins bien circonscrites et leur fusion provoquerait l'invagination d'un tube neural.

Chez les Araignées tétrapneumones (L. et W. SCHIMKEWITSCH, 1911) et les Amblypyges (S. PEREYASLAWZEWA, 1901), les auteurs signalent l'apparition de cordons nerveux peu épais qui ne prennent part à la formation de la chaîne nerveuse que par des invaginations métamériques réparties le long de leur trajet (3) (4).

Chez les Scorpions enfin, A. BRAUER (1895) insiste particulièrement sur la part importante prise dans la genèse du système nerveux par des invaginations métamériques, déjà décrites par KOWALEWSKY et SCHULGIN (1886).

Par ailleurs, il faut signaler que les processus neuroblastiques sont très comparables à ceux décrits ci-dessus chez les groupes d'Arthropodes qui présentent le plus d'affinités avec les Arachnides.

Chez les Pycnogonides, les travaux de MORGAN (1891) et DOGIEL (1913) ont montré que le système nerveux de ces Chélicérates primitifs prenait naissance exclusivement par des invaginations paires et métamériques de l'ectoderme (5) qui donnent naissance à des *organes ventraux* creux représentant des foyers de prolifération cellulaire à partir desquels s'édifient les ganglions proprement dits. Les organes ventraux disparaissent au cours du développement post-embryonnaire, à l'exception de ceux du cerveau qui,

---

(1) J. BARROIS, 1896 (Pseudoscorpions) : « Les bandes thoraciques constituent au début deux simples traînées de cellules... La traînée de cellules qui forme la bande ventrale paraît se séparer en trois groupes, trois nœuds placés à la suite les uns des autres... Les trois nœuds ne sont autre chose qu'autant d'invaginations rudimentaires destinées à donner naissance à autant de paires de ganglions... On voit que la chaîne nerveuse ne se forme pas ici comme ordinairement, par une gouttière continue, mais par une série d'invaginations partielles ».

(2) W. SCHIMKEWITSCH, 1906 (Uropygee) : « Bei der zum Ausschlüpfen bereiten larvae enthalten die einzelnen Ganglien in ihrem Inneren Höhlen... Diejenige Stellen, an welchen die Ganglienhöhlen an der Oberfläche der Ganglien nach aussen münden, stellen offenbar jene Teile dar, wo die Abschnürung des invaginierten Ganglions vom Ectoder am spätesten vor sich gegangen ist... Bei den jungen Tieren, wird die Anordnung der Ganglienzellen in Strängen unbemerkbar. »

(3) L. et W. SCHIMKEWITSCH, 1911 (Araignées tétrapneumones) : « Ein jedes der cephalothorakale Ganglienpaare enthält eine deutlich eingesprochene Höhle, welche auf eine Entstehung des Ganglions durch Invagination des Ektoderms hinweist.

(4) S. PEREYASLAWZEWA, 1901 (Amblypyges) : « L'ectoderme des bourrelets primitifs, au lieu de se diviser en deux couches, l'une superficielle ou dermatogène et l'autre profonde ou ganglionogène, prend tout entier part à la différenciation du système nerveux céphalique ainsi que ventral. Toute la couche périphérique des bourrelets nerveux donne de nombreuses invaginations qui s'enfoncent dans l'épaisseur des bourrelets... La couche périphérique du système nerveux ventral ainsi que céphalique (couche qui, d'ordinaire, représente l'ectoderme et ne prend plus part à la différenciation ultérieure du système nerveux, après lui avoir donné naissance) joue, chez les Phrynes, un grand rôle dans l'évolution du système nerveux, en donnant de nombreuses invaginations ».

(5) T. M. MORGAN, 1891 (Pycnogonides) : "There is in the middle of each ventral ganglion a wide invagination lined by columnal cells. The nuclei... are seen quite often in process of karyokinetic division... A narrow connection of small ectodermal cells run across the middle line from ganglion to ganglion ». Ce sont ces images que nous reproduisons (fig. 13).

Source : MNHN, Paris

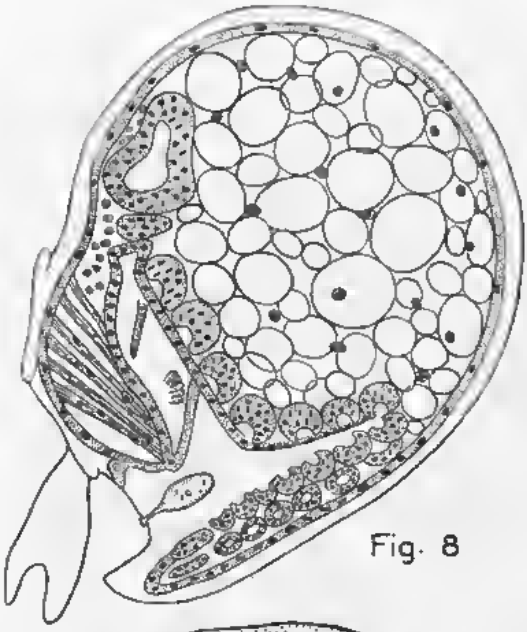


Fig. 8

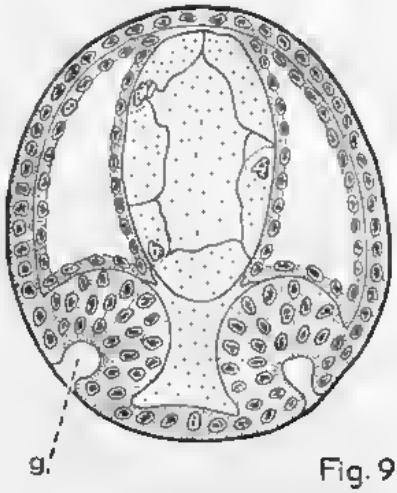


Fig. 9

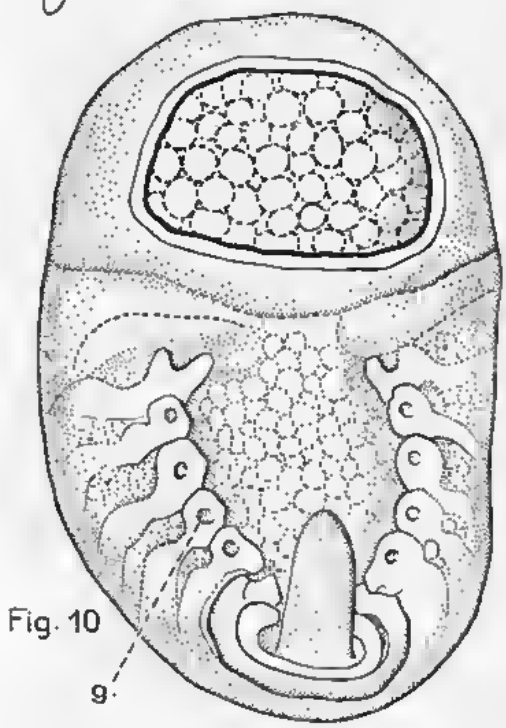


Fig. 10

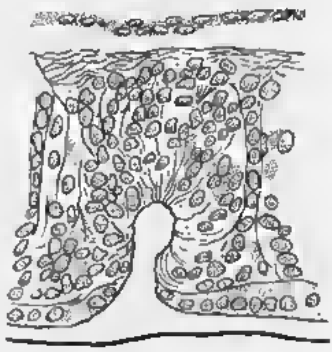


Fig. 11

FIG. 8. — Développement de *Chelifer* (Pseudoscorpions) d'après BARROIS. Le système nerveux embryonnaire apparaît nettement comme une succession d'invaginations indépendantes.

FIG. 9. — Développement de *Neobisium muscorum* (Pseudoscorpions) d'après WEYGOLDT.

g. : ébauche ganglionnaire.

FIG. 10. — Développement de *Thelyphonus caudatus* (Uropyges) d'après KASTNER.

g. : ébauche ganglionnaire.

FIG. 11. — Organe ventral d'embryon de *Thelyphonus caudatus* (Uropyges) d'après KASTNER.

Source : MNHN, Paris

chez certaines espèces, persistent chez l'adulte, sous une forme particulière, très comparable aux glandes neurales des Solifuges.

Chez les Chilopodes, le travail d'embryologie de HEYMONS (1901) a très bien mis en relief que la chaîne nerveuse naissait d'une part d'une traînée cellulaire très ténue *(Mittelstrang)* issue par bourgeonnement de l'ectoderme ventral axial (et qui fournit essentiellement les commissures); d'autre part et surtout d'une série d'ébauches paires légèrement latérales qui naissent dans chaque segment par invagination (1) et forment des *organes ventraux*, comparables à ceux des Pycnogonides, dont l'intense activité mitotique donne naissance aux ganglions. La cavité des organes ventraux persiste un certain temps puis disparaît.

Chez les Pauropodes et les Symphiles, O. W. TIEGS (1940, 1947) décrit un processus très semblable : ébauches consistant en *organes ventraux* indépendants, nettement distincts des ganglions qu'ils élaborent, et en une « median nerve cord » *(Mittelstrang)* qui, chez les Pauropodes, ne participe d'ailleurs pas du tout à la formation de la chaîne ventrale. Les organes ventraux, toutefois, naissent beaucoup plus par épaississements locaux de l'ectoderme que par invagination (forme en croissant peu ouvert).

Mais c'est chez les Diplopodes que l'analogie avec les Solifuges est la plus saisissante. O. PFLUGFELDER (1932) et surtout W. DOHLE (1964) relatent un mode de formation des ganglions (*tant pré-oraux que post-oraux*), comparable trait pour trait à celui que nous avons décrit chez *Othoes saharae* : même processus d'invagination créant un centre d'aspect radié (« strahlenförmiges Aussehen ») de prolifération cellulaire; même destin des ébauches ganglionnaires.

Les Péripates, enfin, méritent une mention toute spéciale. C'est chez deux espèces de *Peripatus* que KENNEL (1888) a mis pour la première fois en évidence l'existence et le rôle d'*organes ventraux* dans l'apparition du système nerveux. De son travail et de celui de PFLUGFELDER (1948) il ressort que l'ectoderme commence par différencier deux minces bandelettes longitudinales qui ne se développent réellement qu'en des points privilégiés, métamériques, au niveau desquels se constituent par épaississement des organes ventraux *pleins* dont les cellules, proliférant activement, élaborent les ganglions (2). Ceux-ci, du fait de la migration assez profonde des cellules issues des organes ventraux, deviennent, une fois achevés, quasiment indépendants de ces derniers, lesquels, d'ailleurs, régressent le plus souvent au point de disparaître presque complètement. Toutefois, il est important de noter que les organes ventraux des deux premières paires se forment, eux, par invagination et que ceux de la première paire se transforment en profondes vésicules qui persistent en devenant secondairement extra-cérébrales *(organes infra-cérébraux)*.

---

(1) « Es fällt hierbei auf, dass die Einwanderung stets auf eine ganz bestimmte Stelle lokalisiert ist. Derartige Einwanderungsstellen kommen paarweise allen Rumpfsegmenten zu, sie liegen stets in der Mitte eines jeden Segments... An den bezeichneten Orten findet sogar eine so lebhafte Einwanderung statt, dass es dort zur Ausbildung von je einer flachen grubenförmigen Einsenkung kommt, die den Namen Gangliengruben führen mag. » (Les *Gangliengruben* sont à l'origine des organes ventraux).

(2) O. PFLUGFELDER, 1948 (Péripates) : « Der Begriff « Organ » ist zweifellos irreführend. Es handelt sich zunächst um nichts anderes als um eine paarige Verdickung des medianen Keimstreifektoderms. Diese beide Längsleisten sind zunächst unsegmentiert. Eine Gliederung tritt dadurch ein, dass die Bildung der Ganglienzellen sich immer mehr auf bestimmte Stellen in jedem Segment konzentriert... Die Zellvermehrung erfolgt hier durch inäquale Zellteilungen der peripher gelegenen Matrixzellen... Die Abkömmlinge dieser Zellen treten durch die Basalmembran hindurch und werden zur Ganglienzellen ».

Source : MNHN, Paris

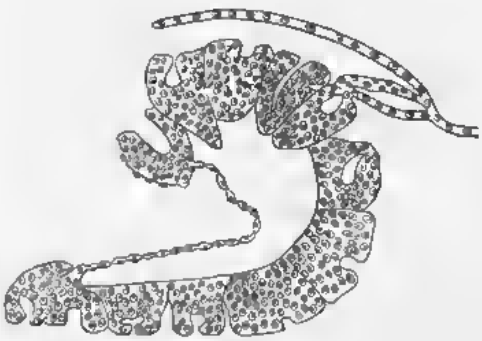


Fig. 12

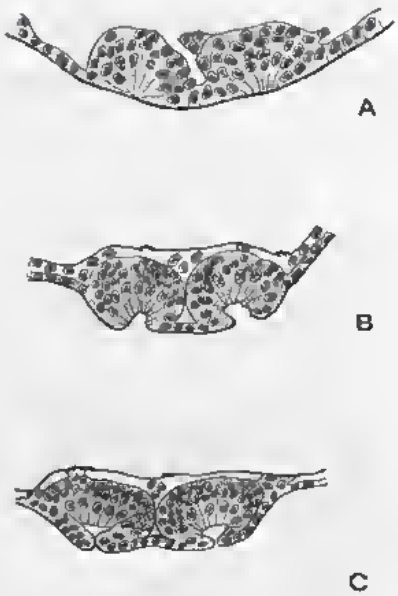


Fig. 13

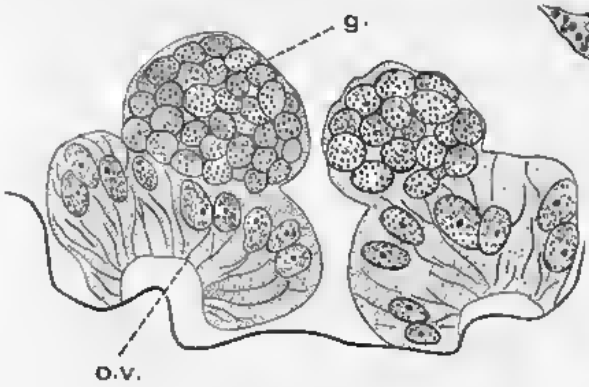


Fig. 14

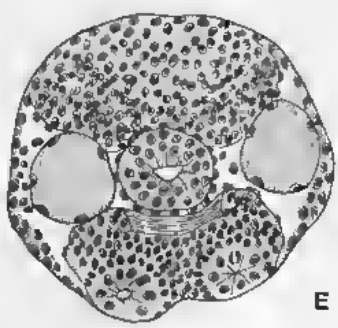


FIG. 12. — Système nerveux embryonnaire d'*Ischnocolus* (Araignées tétrapneumones) d'après SCHIMKEWITSCH.

FIG. 13 — Formation d'une paire de ganglions nerveux chez un Pycnogonide, d'après MORGAN.

FIG. 14. — Organes ventraux chez *Chaetonymphon* (Pycnogonides) d'après DOGIEL.

g. : ébauche ganglionnaire; o.v. : organe ventral.

Source : MNHN, Paris

• *Le cerveau.* La comparaison avec d'autres Arachnides est difficile étant donné le caractère fragmentaire des données que nous possédons. Toutefois, il semble bien que le lobe *occipital* impair et les ganglions *pariétaux* d'*Othoes saharae* se retrouvent chez toutes les Araignées, sous le nom de « fossettes semi-lunaires » et « vésicules latérales », ou de « cerebral grooves » et « lateral vesicles » (PAPPENHEIM, 1903, YOSHIKURA, 1955, LEGENDRE, 1959). Chez des Araignées Tetrapneumones comme *Ischnocolus* (W. et L. SCHIMKEWITSCH, 1911), chez *Dolomedes fimbriatus* (LEGENDRE, 1959) et chez les Amblypyges (S. PEREYASLAWZEWA, 1901), existeraient en outre deux ou trois ganglions préchélicériens ayant apparemment valeur de neuromères.

Par contre, il faut souligner la profonde différence qui oppose, quant à la genèse du cerveau, les Solifuges aux Pseudoscorpions. WEYGOLDT (1964, 1965) a montré en effet que chez ces derniers l'ébauche cérébrale consistait uniquement en une paire de vésicules allongées qui se scindaient secondairement en deux parties dont la plus ventrale donnait naissance au ganglion chélicérien tandis que l'autre, dorsale, se subdivisait en deux lobes à partir desquels se constituait le cerveau. Ce processus paraît d'une originalité remarquable et ne peut se réduire aucunement à celui qui s'observe chez les Solifuges.

Mais il est une autre classe d'Arthropodes qui paraît offrir, en ce qui concerne la morphologie cérébrale embryonnaire, des affinités très réelles avec les Solifuges : il s'agit des Myriapodes.

En effet, TIEGS (1940, 1947) et DOHLE (1964) considèrent le cerveau des Pauropodes, des Symphiles et des Diplopodes comme formé des parties suivantes :

Un *protocerebron* provenant d'une paire de profonds replis semi-lunaires (Dorsallappen) qui ne fusionnent pourtant pas dans le plan sagittal,

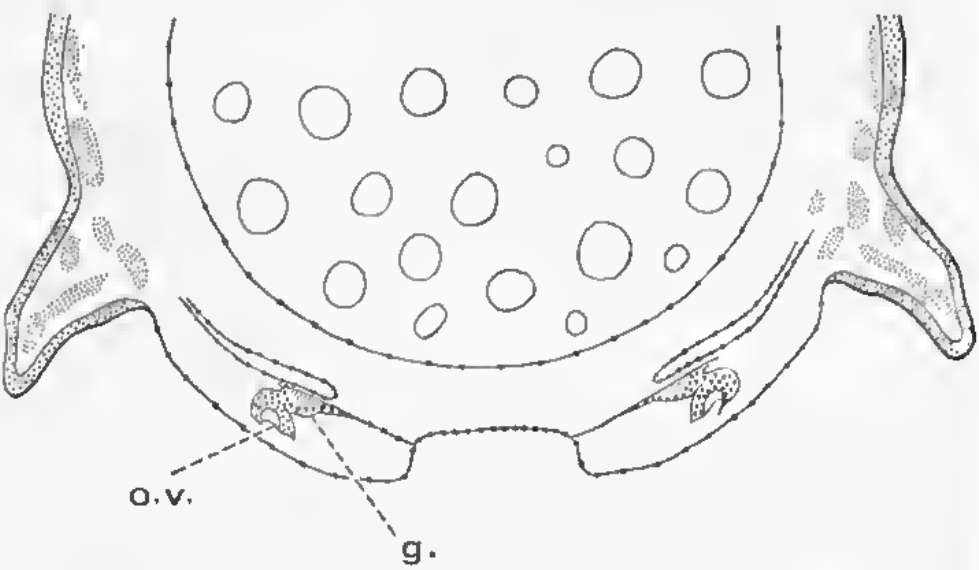


FIG. 15. — Formation du système nerveux ventral chez *Scolopendra cingulata* (Myriapodes, Chilopodes) d'après HEYMONS.
g. : ébauche ganglionnaire; o.v. : organe ventral.

Source : MNHN, Paris

et d'une ébauche paire identique à des *organes ventraux*. La première ébauche fournit le lobe postérieur du cerveau, la seconde les lobes latéraux et frontaux.

Un *deutocerebron* constitué par le neuromère antennaire, qui dérive d'une paire d'*organes ventraux* typiques.

Un *tritocerebron* constitué par le neuromère prémandibulaire, qui dérive lui aussi d'une paire d'organes ventraux.

Chez les Symphiles et les Pauropodes s'observe également une ébauche régressée de neuromère pré-antennaire.

Il faut souligner que les représentations, données par les auteurs, du cerveau embryonnaire de ces Myriapodes évoquent très nettement le cerveau embryonnaire d'*Othoes saharae*. Dans les deux cas, on a une ébauche apicale mixte (ganglion occipital = Dorsallapen; ganglion pariétal = organe ventral protocérébral) suivie de deux ou trois ganglions dérivant d'organes ventraux typiques.

Le fait que chez les Myriapodes, les « Dorsallappen » ne se rejoignent pas pour donner une formation impaire ne paraît pas constituer une différence essentielle. La connexion entre les deux ébauches a très bien pu se perdre au cours de l'évolution sans que soient beaucoup modifiées les structures définitives.

FIG. 16. — Système nerveux embryonnaire chez *Glomeris marginata* (Myriapodes, Diplopodes), d'après DOHLE.

Source : MNHN, Paris

— Discussion et tentative de synthèse.

Nous considérons que chez les Arthropodes en général, deux types principaux d'ébauches peuvent présider ou concourir à la formation embryonnaire du système nerveux.

D'une part, des bourrelets ectodermiques pairs, continus, constituant les *cordons nerveux* qui s'isolent par délamination pour se métamériser ensuite et donner une chaîne ganglionnaire ayant l'aspect d'une échelle. Ce type d'ébauche caractérise le *processus annélidien*, parfaitement réalisé chez les Insectes et les Crustacés.

D'autre part, des centres de prolifération pairs, bien circonscrits, métamériques, que nous proposons de nommer de façon générale *organes ventraux*, quelles que soient les différences d'aspect qu'ils puissent présenter. Ce type d'ébauches caractérise seul le processus que nous nommerons « *arachnidien* », qui semble parfaitement réalisé chez les Pycnogonides, les Solifuges, les Pseudoscorpions, les Uropyges et les Diplopodes. A partir de ce stade, vraisemblablement primitif, on peut envisager une succession de stades évolutifs dont le dernier correspondrait au stade annélidien. Cette évolution se caractérise par l'apparition des bourrelets nerveux continus et la part de plus en plus importante qu'ils prennent dans l'édification de la chaîne nerveuse, ainsi que par l'évolution des organes ventraux qui deviennent de moins en moins creux et repassent du stade de vésicule à celui de croissant, puis de disque, à mesure que le phénomène primitif d'invagination s'atténue. Il est d'ailleurs très possible que le parallélisme de cette progression et de cette régression s'explique par le fait qu'elles constituent les deux aspects d'un seul et même phénomène. Le cas des Péripates paraît confirmer cette façon de voir : à ce stade, il y a des bourrelets continus caractérisés, marqués au niveau des futurs ganglions par des épaississements plus importants qui ne comportent plus de structure radiée, mais ont néanmoins valeur d'organes ventraux à en juger par les deux premiers neuromères qui naissent à partir d'ébauches vésiculaires.

En résumé, on peut classer les Arthropodes, *du point de vue genèse du système nerveux* (1), en stades évolutifs suivant la succession ci-après :

Stade Pycnogonide : processus arachnidien typique et exclusif (invaginations métamériques). Comprend les Pycnogonides, les Solifuges, les Uropyges, les Pseudoscorpions et les Diplopodes.

Stade Chilopode : processus arachnidien typique, mais avec existence d'une ébauche impaire axiale fournissant les commissures.

Stade Symphile-Pauropode : diffère du précédent par des invaginations nettement moins accusées.

Stade Scorpion : les bourrelets nerveux existent et participent dans une certaine mesure à l'édification des ganglions. Les invaginations sont moins profondes et moins circonscrites. Comprend les Scorpions, les Amblypyges, les Araignées Tétrapneumones.

Stade Péripate : importance très appréciable des bourrelets nerveux. Organes ventraux post-oraux pleins dépourvus de structure radiée, donc moins circonscrits.

---

(1) Bien entendu, il ne s'agit nullement d'établir une filiation, mais une simple succession de stades évolutifs concernant uniquement le mode de formation du système nerveux central.

Source : MNHN, Paris

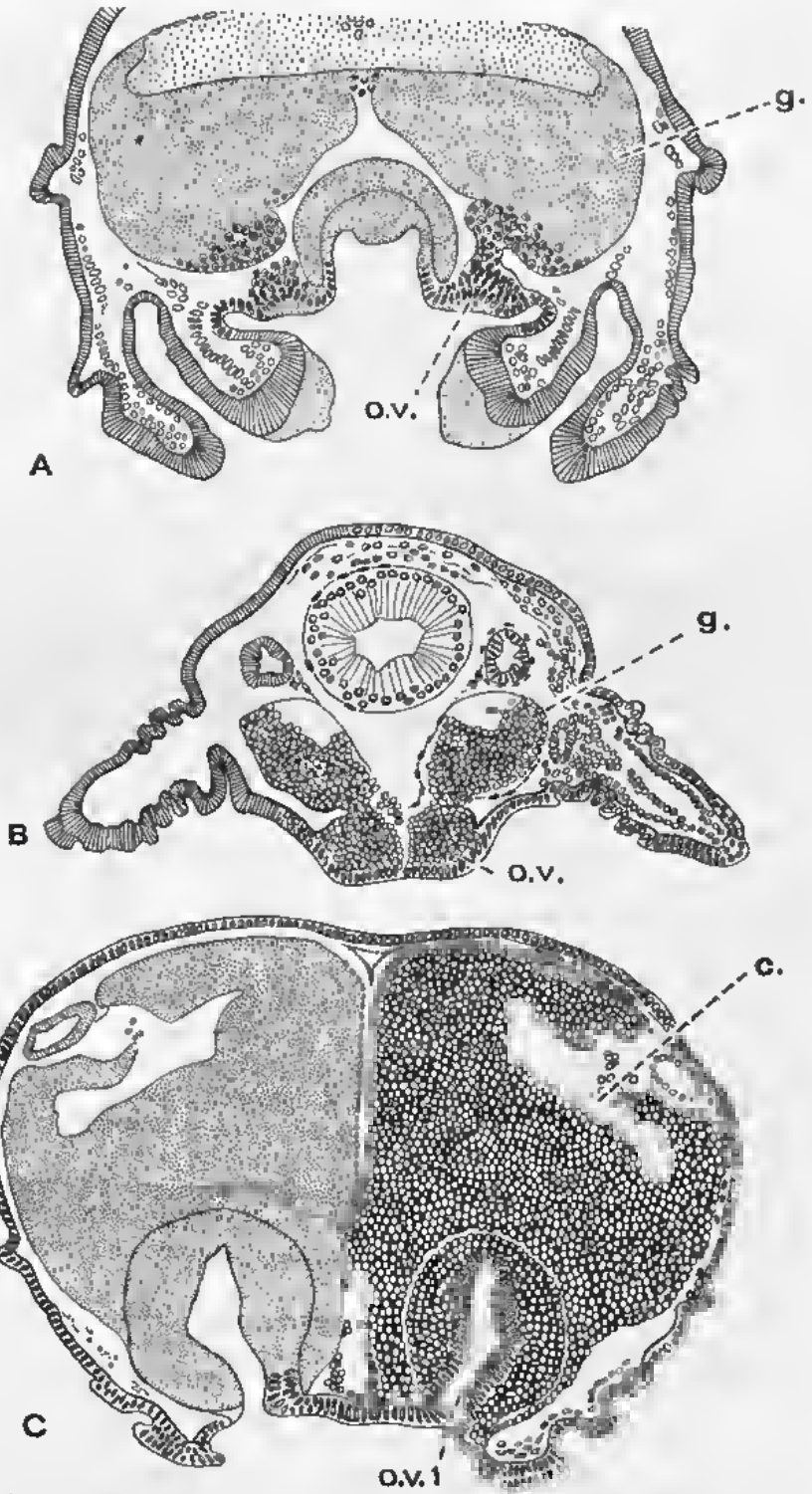


FIG. 17. — Formation embryonnaire du système nerveux chez *Peripatus edwarsii* (Péripates), d'après KENNEL. A et B : organes ventraux de la chaîne ventrale; C : organes ventraux cérébraux (futurs « organes infra-cérébraux »).
c. : cerveau; g. ganglion; o.v. : organe ventral.

Source : MNHN, Paris

Stade Opilion : importance prédominante des bourrelets nerveux. Des organes ventraux rudimentaires contribuent encore pourtant à l'édification des ganglions, comme en témoignent les figures de W. Schimkewitsch (1887) et surtout l'existence chez les Opilions de *glandes intracérébrales* manifestement homologues de celles des Solifuges (C. Juberthie, 1964). Comprend les Opilions et les Araignées Dipneumones.

Stade Antennate : processus annélidien typique et exclusif. Comprend les Insectes et les Crustacés.

Il est intéressant de noter que ce classement comporte une progression continue des ordres considérés comme les plus archaïques aux ordres considérés comme les plus évolués, seule la place des Péripates paraissant incongrue de ce point de vue.

b) Les glandes coxales.

Elles se réduisent chacune, lors de l'éclosion, à deux ébauches indépendantes et indifférenciées. La première consiste en une vésicule sensiblement sphérique située à hauteur du cerveau et qui représente le saccule; elle n'est guère constituée que d'une assise de cellules et sur elle s'insère déjà plusieurs faisceaux musculaires la rattachant aux parois ventrale, latérale, et antérieure du corps. L'autre ébauche consiste en un tube étroit qui prend naissance au niveau de la coxa du pédipalpe par une invagination de l'ectoderme, se dirige vers l'arrière du corps sur un court trajet, décrit une anse « en épingle à cheveux » et revient vers l'avant pour prendre fin à hauteur de la vésicule. Il aborde celle-ci du côté interne, mais ne la pénètre pas. Il n'y a pas encore, à ce stade, de connexion entre l'ébauche mésodermique (saccule) et l'ébauche ectodermique. Cette dernière possède d'ailleurs encore une structure homogène et indifférenciée : celle d'un épithélium tubulaire simple, à cellules basses toutes semblables et banales.

Les deux ébauches ne sont manifestement pas fonctionnelles. Ce n'est que plusieurs jours après l'éclosion que le saccule se constitue entièrement et que le tube primitif différencie une partie proximale qui devient le segment muqueux (voir Deuxième Partie, chapitre IV, B); une partie distale décrivant plusieurs boucles qui devient le labyrinthe; une partie terminale évacuatrice.

Enfin, dans les derniers jours qui précèdent la première mue, s'édifie au niveau du tégument de la coxa du pédipalpe une structure très particulière (« nozzle » de Buxton) qui constitue l'exutoire du labyrinthe et que nous décrirons plus loin.

Il convient de souligner la double origine de la glande coxale : mésodermique quant au saccule, ectodermique en ce qui concerne le labyrinthe et le segment muqueux. Si cette double origine se retrouve chez les Pseudoscorpions (Weygold, 1964), il n'en va pas de même chez les Scorpions (Brauer, 1895), les Araignées Liphistiomorphes (Yoshikura, 1955) et les Opilions (Moritz, 1959). Ces trois ordres d'Arachnides possèdent en effet des glandes coxales d'origine presque entièrement mésodermiques : le labyrinthe tire son origine d'une évagination du futur saccule et seule la portion terminale évacuatrice provient de l'ectoderme.

Source : MNHN, Paris

c) Le système trachéen.

Lors de la ponte, il est totalement inexistant. Toutefois, ses ébauches sont en place, bien que très rudimentaires. Il s'agit de très courtes invaginations tubulaires, issues de l'ectoderme au niveau des futurs stigmates et revêtues d'une très fine formation tégumentaire homogène, sans épaississements spiralés. A partir du troisième ou du quatrième jour après la ponte, ces tubes s'allongent, se ramifient et élaborent des trachées spiralées. Le système trachéen paraît complet quand arrive le moment de la première mue. Mais jusque-là, les échanges respiratoires ne se font certainement que par voie cutanée, à travers la frêle membrane cuticulaire.

d) Le tube digestif.

Lors de la ponte, les invaginations stomodéale et proctodéale sont pleinement réalisées et s'ouvrent toutes deux dans le mesenteron. Les orifices rostral et anal sont réels, bien que très discrets et manifestement non fonctionnels. L'ampoule rectale n'est qu'ébauchée mais reconnaissable. Quant au rostre il est déjà remarquablement différencié avec sa puissante musculature radiaire qui n'est pas sans évoquer l'organe de Barrois des larves de Pseudoscorpions; toutefois, il est dépourvu à son extrémité de la grille chitineuse formée de forts poils anastomosés qui s'édifiera avec les nouveaux téguments à la fin du stade larvaire.

L'intestin moyen constitue un sac dépourvu des diverticules prosomiens et opisthosomiens qui caractérise l'animal achevé. Ces diverticules seront bourgeonnés progressivement durant la deuxième partie du stade larvaire.

e) Les organes latéraux.

Ces excroissances latérales du prosoma (voir fig. 4) demeurent énigmatiques. On peut les concevoir, soit comme des vestiges d'organes archaïques aujourd'hui disparus, soit comme des organes spécifiquement larvaires répondant à un besoin fonctionnel de la larve; à moins d'y voir des « organes prophétiques » selon Cuénot...

En tout état de cause, la deuxième conception nous paraît peu fondée. En effet, l'histologie révèle que ces organes ne contiennent rien d'autre qu'un espace sanguin. Par ailleurs, nous l'avons dit, la larve se rétracte à l'intérieur de sa cuticule dès les premiers jours qui suivent la ponte, de telle sorte que, très vite, les organes latéraux ne sont plus que des bourses vides auxquelles ne correspond aucune structure anatomique.

3° La mue larvaire.

Elle se produit dès que l'organogenèse est entièrement terminée.

a) Du point de vue de la mécanique exuviale.

A cet égard, cette première mue est très comparable aux suivantes : la vieille cuticule larvaire se rompt, à la suite de mouvements des chélicères, suivant une fente dorsale et transversale sise au niveau des yeux. Cette déchirure se prolonge sur les côtés du prosoma, au-dessus des coxa. L'animal

Source : MNHN, Paris

par contractions successives, sort de son exuvie par la face dorsale, le prosoma d'abord, puis les chélicères, l'abdomen, et enfin les appendices (voir pl. I). Cette exuviation est plus rapide et paraît plus facile que celles qui conduisent d'un stade nymphal à un autre, et d'ailleurs elle a lieu (contrairement à ce que rapporte HEYMONS concernant la larve de *Galeodes caspius* Birula) sans que la jeune Galéode avale de l'air comme elle le fera lors des mues suivantes.

b) DU POINT DE VUE PHYSIOLOGIQUE.

Sous cet angle, par contre, il existe des différences fondamentales entre cette première mue et les autres. Tout d'abord, la relative facilité qui caractérise le rejet de l'exuvie larvaire s'explique par le fait que les muscles ne sont pas en état de lyse, comme c'est le cas pour les mues nymphales (voir Deuxième Partie, chapitre III); au contraire, ils achèvent à peine de s'édifier. D'autre part, ni la voie neurosécrétrice cérébrale, ni le segment muqueux de la glande coxale, ni les glandes neurales ne manifestent d'activité avant l'exuviation et on n'observe pas non plus de multiplication des hématocytes, tous phénomènes qui marquent la période pré-exuviale lors d'une mue typique (voir Deuxième Partie, chapitres I, II, III, IV).

Tous ces organes sont d'ailleurs, jusqu'au moment de l'exuviation ou presque, en voie de différenciation et ne sont pratiquement pas encore fonctionnels.

Il faut donc admettre que la « mue larvaire » n'a pas la même valeur que les mues nymphales. En fait, s'il y a bien une *exuviation*, et dans des conditions qui évoquent tout à fait une mue banale, il n'y a pas une *mue* réelle, dans la mesure où on entend par là un ensemble de processus physiologiques qui marquent le terme d'un *état* stable et l'avènement d'un autre. Or, dans le cas présent, d'une part ces processus physiologiques font défaut, d'autre part ce qui précède la mue ne constitue pas un état stable. La *phase* larvaire (ce terme nous paraît préférable à celui de *stade*) doit être comprise simplement comme la deuxième partie du développement embryonnaire. Celui-ci en effet se réalise en deux temps : d'abord l'*embryogenèse sensu stricto*, qui se déroule dans les voies génitales femelles; ensuite l'*organogenèse* qui s'effectue hors de la mère à l'intérieur d'une cuticule embryonnaire analogue à celle de la « larve primaire » des Odonates et des Orthoptères. Cette cuticule n'est qu'un fourreau rudimentaire : elle procure à l'embryon (ou plutôt au fœtus) une apparence morphologique illusoire, purement extérieure, qui ne correspond à aucune réalité fonctionnelle. La mue larvaire des Solifuges est d'ailleurs tout à fait comparable à la mue que subit la larve primaire des Odonates et des Orthoptères, avec cette seule différence que chez ces derniers, la larve primaire effectue son développement à l'intérieur du chorion ovulaire : la rupture de celui-ci et le rejet de la cuticule embryonnaire (mue de la larve primaire) se succédant très rapidement (chez les Phasmes, la mue de la larve primaire se fait même à l'intérieur du chorion, qui n'est rejeté qu'après).

Il faut noter que ce développement embryonnaire divisé en deux phases bien distinctes rappelle celui des Opilions (JUBERTHIE, 1964) et des Araignées, chez lesquelles des phases *pré-larvaires* et *larvaires* s'intercalent entre l'embryon *sensu stricto* et la première nymphe. Ces stades intermédiaires ont été définis par VACHON (1957) qui en a donné une interprétation conforme à celle que nous avançons ici pour les Solifuges.

Source : MNHN, Paris

B. — LA PHASE NYMPHALE.

On peut la diviser en deux périodes : une *période juvénile*, au cours de laquelle les mues s'accompagnent de modifications morphologiques, et une *période achevée*, plus ou moins longue, caractérisée par une stabilité morphologique; les individus appartenant à des stades différents ne peuvent donc plus se distinguer que par la différence de taille, critère qui devient très vite insuffisant (dès le quatrième stade). En effet, les accroissements de taille lors des mues sont beaucoup trop variables, trop faibles aussi, pour produire des populations distinctes par la taille, correspondant aux divers stades.

1° La période juvénile.

Elle comprend les trois premiers stades nymphaux, dont la distinction ne présente aucune difficulté. D'une part, en effet, les différences de taille sont nettement marquées; d'autre part on observe de façon constante l'acquisition de caractères morphologiques nouveaux, concernant les raquettes coxales et les chélicères lors de la première mue nymphale, les chélicères seules lors des deux suivantes.

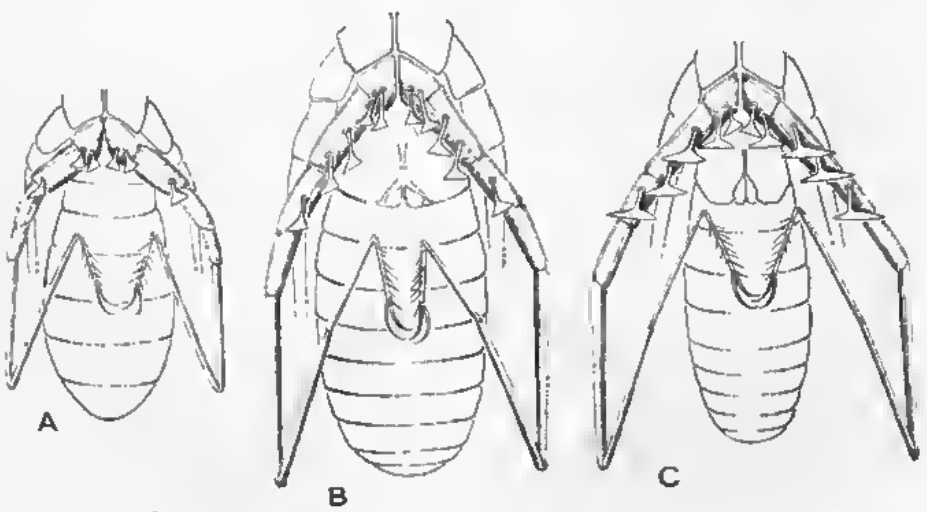


FIG. 18. — Les raquettes coxales. A : chez une nymphe du premier stade; B : chez une femelle adulte; C : chez un mâle adulte.

a) LA PREMIÈRE MUE.

Le nombre de raquettes coxales passe de 3 à 5, chiffre définitif (voir fig. 18). Au doigt fixe des chélicères, le nombre des dents jugales externes passe de 2 à 3 et la dent antérieure médiane apparaît : au doigt mobile, une troisième dent apparaît (voir fig. 19).

b) LA DEUXIÈME MUE.

Peuvent apparaître, le plus souvent à peine indiquées, la deuxième dent intermédiaire du doigt fixe et la quatrième dent du doigt mobile. Mais le

Source : MNHN, Paris

plus souvent, l'une au moins de ces deux dents n'apparaît que sur une chélicère, et il est rare qu'au troisième stade la denture des chélicères soit complète. De toute façon, quand c'est le cas, les nouvelles dents sont nettement moins développées par rapport aux autres que chez les stades suivants (voir fig. 20, A).

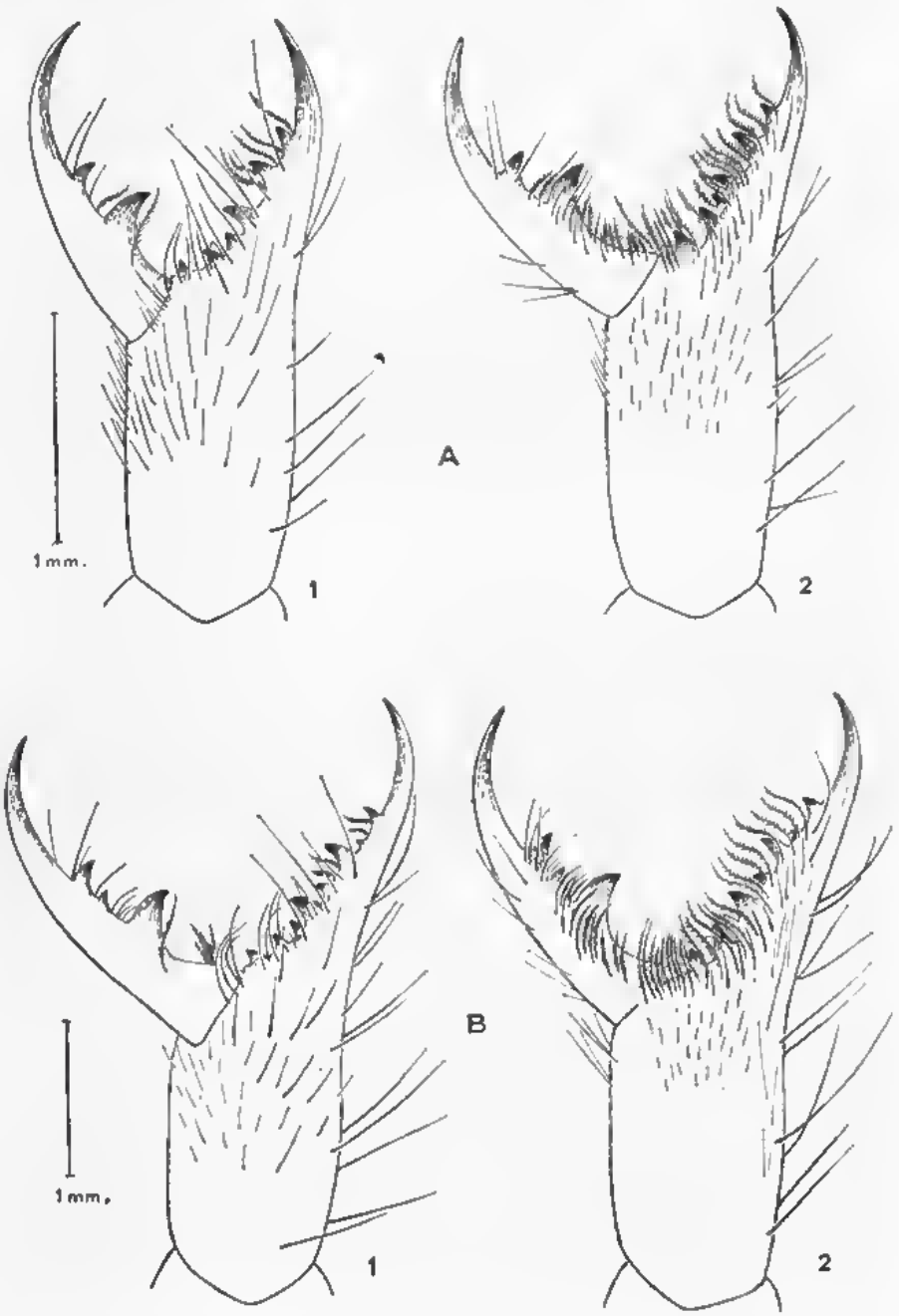


FIG. 19. — A : chélicère de nymphe du premier stade; 1 : vue externe; 2 : vue interne. B : chélicère de nymphe du deuxième stade; 1 : vue externe; 2 : vue interne.

Source : MNHN, Paris

c) La troisième mue.

Elle préside à l'avènement du premier stade « achevé »; elle est marquée par l'acquisition de la denture chélicérienne définitive (voir fig. 20, B).

Toutefois, il convient de noter, comme l'a fait l'auteur de la diagnose de l'espèce (J. B. Panouse, 1959) que la denture des chélicères ne constitue

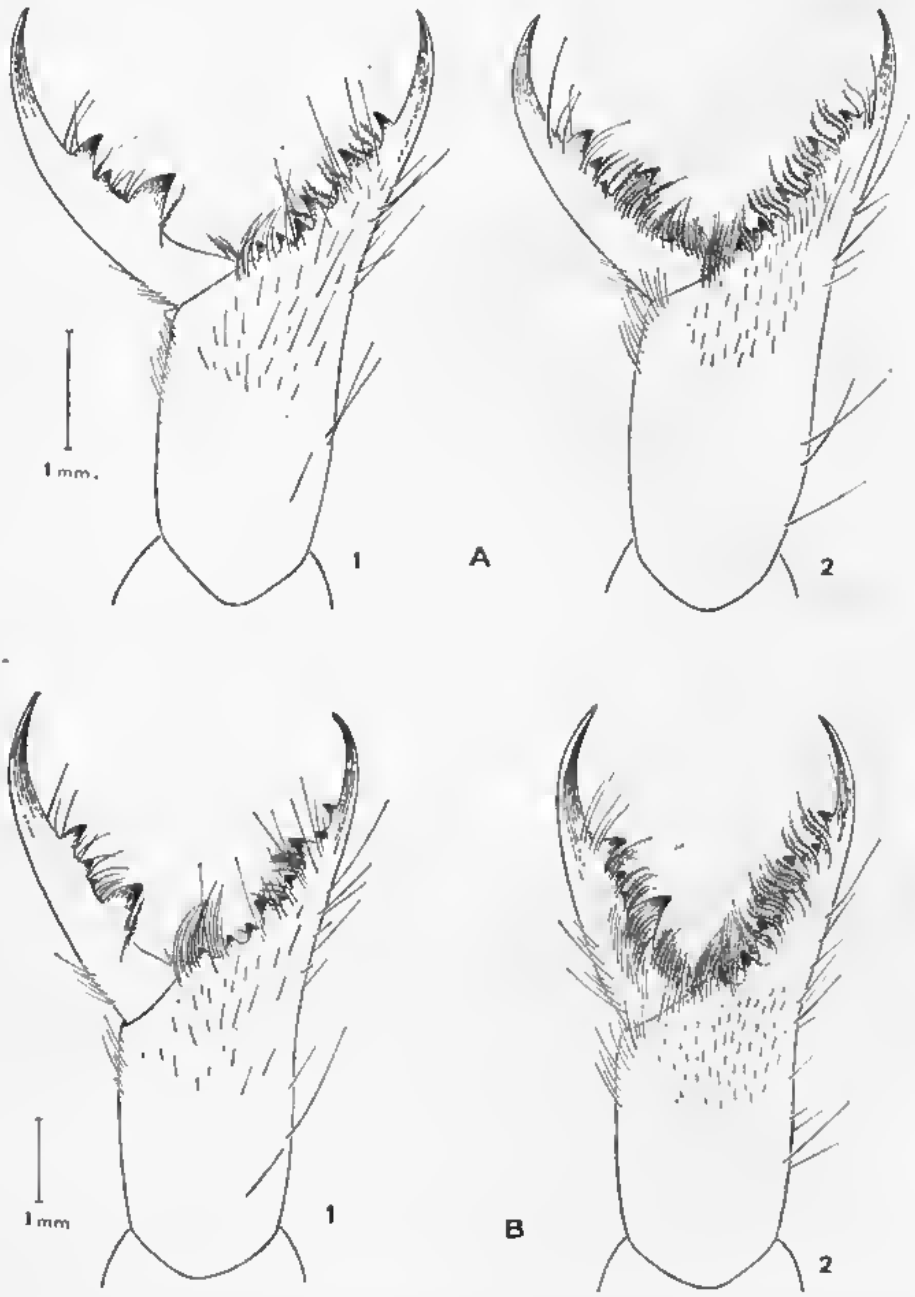


Fig. 20. — A : chélicère de nymphe du troisième stade; 1 : vue externe, 2 : vue interne. B : chélicère définitivement fixée (à partir du quatrième stade); 1 : vue externe; 2 : vue interne.

Source : MNHN, Paris

pas un caractère parfaitement stable. Il n'est pas rare de rencontrer des variations, consistant le plus souvent en ébauches de dents supplémentaires sous forme de denticules ou granulations, et même des formules absolument aberrantes qui, de surcroît, peuvent être différentes à droite et à gauche. Nous donnons un exemple de ces aberrations dans la fig. 21.

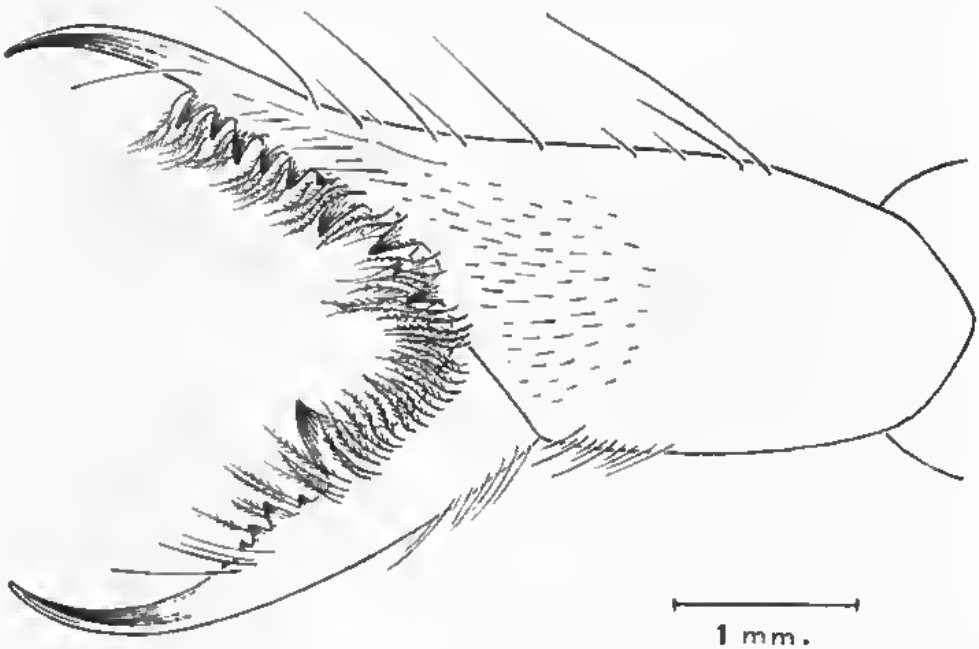


Fig. 21. — Chélicère anormale de nymphe du troisième stade. Vue interne.

2° La période achevée.

Elle est caractérisée par une morphologie invariable (sous réserve d'une étude minutieuse de la chétotaxie), et par le fait que, dès son avènement, la maturité sexuelle et la reproduction peuvent intervenir. Il s'ensuit qu'elle comporte un nombre de stades variables selon la précocité de l'état adulte. Le nombre maximum de stades nymphaux que peut connaître un *Othoes saharae* (cas d'une mue imaginale très tardive) ne peut pas ressortir, nous l'avons dit, d'une étude statistique. Prenant comme dimension de référence la largeur du propeltidium, nous avons réparti en classes de 1 mm plusieurs centaines d'individus de toutes tailles. Seuls les quatre premiers stades apparaissent nettement sur le graphique. Au-delà, le polygone de fréquences ne présente plus de sommets significatifs.

La méthode la meilleure pour déterminer le nombre maximum de mues possible est, bien entendu, l'élevage. Mais les Galéodes sont des animaux à croissance lente (cycles d'intermue longs, longue diapause hivernale), réclamant des conditions climatiques strictes. Aussi n'avons-nous pu mener à bien que peu d'élevages longs. Nous avons cependant obtenu à deux reprises, à partir d'individus « achevés » d'un stade supérieur au troisième, trois mues nymphales consécutives. D'après ces résultats, un *Othoes saharae* pourrait connaître au moins six stades nymphaux, soit sept en tout.

Source : MNHN, Paris

Nous avons cherché à compléter ces résultats en notant l'accroissement de taille lors de mues isolées affectant des individus de toutes tailles à partir du quatrième stade. Nous avons ainsi effectué 45 mesures; la dimension mesurée (au pied à coulisses à vernier au dixième de mm) est toujours la largeur du propeltidium. Cette dimension croît d'une valeur minima de 1,6 mm (nymphes du premier stade) à une valeur maxima de 10 mm (femelles les plus grandes que nous ayons capturées). Voici la liste de nos mesures.

Avant la mue	Après la mue	Accroissement	Avant la mue	Après la mue	Accroissement
4,5	5,1	13 %	6,3	7,5	19 %
4,6	5,2	13 %	6,4	7,7	20 %
4,8	5,8	21 %	6,5	7,2	10 %
4,8	5,7	18 %	6,5	7,1	9 %
4,9	5,3	8 %	6,5	7,3	12 %
4,9	5,4	8 %	6.6	7.5	14 %
4,9	6,0	22 %	6,7	8,3	24 %
4,9	5,8	18 %	6,8	7,4	9 %
5,1	5,9	16 %	6,8	8,2	20 %
5,1	5,7	12 %	6,7	7,3	9 %
5,1	5,7	12 %	6,9	7,6	10 %
5,2	6,5	25 %	6,9	8,1	17 %
5,2	6,0	15 %	7,0	8,1	16 %
5,4	6,1	13 %	7,0	8,1	16 %
5,4	6,0	13 %	7,0	7,6	8 %
5.6	6,3	12 %	7,0	8,0	14 %
5,7	6,6	16 %	7,2	7,9	10 %
5,7	7,2	26 %	7,3	8,7	20 %
5,8	6,9	19 %	7,4	8,3	12 %
5,9	7,5	27 %	7,5	8,2	9 %
6,0	6,9	15 %	7,6	9,1	21 %
6,2	7,3	18 %	8,1	9,5	18 %

On constate immédiatement que l'accroissement, quelle que soit la taille primitive de l'animal, est très variable, bien que tous les individus aient été préalablement nourris en élevage jusqu'à la réplétion abdominale maxima. Il oscille entre 8 et 24 %, sa moyenne se situant autour de 15 %. Si l'on admet, à partir du quatrième stade, un tel accroissement moyen de 15 %, on arrive au développement théorique suivant :

		Largeur moyenne du propeltidium
Stade 4 :		4,8
Stade 5 :	4,8 + 0,7	5,5
Stade 6 :	5,5 + 0,8	6,3
Stade 7 :	6,3 + 0,9	7,2
Stade 8 :	7,2 + 1,1	8,3
Stade 9 :	8,3 + 1,2	9.5

Source : MNHN, Paris

Il y a tout lieu de penser que ce schéma serre la vérité d'assez près. Un *Othoes saharae* pourrait passer au cours de sa vie par un nombre total de stades variant de 4 à 9. Cette façon de voir ne vaut que pour un développement qui ne comporte que des mues typiques. Mais il est probable que des mues anormales comme celles dont nous parlons plus loin (et qui ont été obtenues en élevage) se produisent rarement dans les conditions de vie naturelles.

Cette variabilité du nombre de mues représente un caractère assez original. Rappelons que le nombre de mues est rigoureusement fixe chez les Pseudoscorpions (une protonymphe, une deutonymphe, une tritonymphe, un adulte) et chez les Acariens (7 stases en tout) et qu'il n'est sujet qu'à de faibles variations chez les Opilions et les Araignées (BONNET, 1930).

C. — LA MUE ET LE CYCLE D'INTERMUE.

Nous retracerons ici un cycle d'intermue tel qu'on l'observe chez un spécimen élevé en été, dans les meilleures conditions de température (38 à 40 °C) et nourri à volonté. Du comportement de l'animal pendant le déroulement de ce cycle, il ressort nettement que celui-ci se divise en quatre périodes bien distinctes, correspondant à des états physiologiques différents. Nous commencerons l'étude du cycle au moment où la Galéode reprend sa vie active après avoir subi une mue.

1° Période d'activité.

On peut considérer que c'est la seule pendant laquelle l'animal mène une vie « normale », les trois autres relevant toutes plus ou moins d'un état de crise en rapport étroit avec la mue.

Quand l'animal, après une mue, recommence à mener une vie active, il est amaigri et affamé. Il réagit vivement et violemment à tout *stimulus* optique ou vibratoire et se montre d'une agressivité extrême, engageant le combat sans hésitation avec, par exemple, une autre Galéode. Il est d'une très grande voracité, dévorant rapidement (en une demi-heure à une heure) une proie de taille comparable à la sienne, dont il exprime tout le suc et ne laisse qu'un résidu sec ne représentant guère que les téguments. Il faut noter à ce propos qu'un Solifuge *boit* sa proie plutôt qu'il ne la mange : par morsures et surtout par dilacération au moyen d'un mouvement alternatif des chélicères frottant l'une contre l'autre leurs faces internes rugueuses, il divise à l'extrême les tissus qui sont mis en suspension dans les humeurs même de la proie (et non dans un suc digestif régurgité). A intervalles réguliers, on voit la Galéode interrompre le travail de ses chélicères pour aspirer deux ou trois gorgées du fluide alimentaire ainsi réalisé.

Nous avons pu constater dans nos élevages que, pendant la période d'activité, les Galéodes passent la journée dans une sorte d'engourdissement mais que, dès la nuit tombée, elles manifestent une activité fébrile, tentent désespérément de s'évader de leurs enceintes d'élevage et paraissent en proie à un impérieux besoin de dépense physique qui se traduit, si on leur donne la liberté, par une course éperdue et désordonnée. Paradoxalement, il est à peu près impossible de les nourrir à ce moment-là, car elles ne s'emparent que d'une proie rencontrée au hasard de leurs pérégrinations. C'est dans la journée qu'il est possible de leur faire accepter une proie sans

Source : MNHN, Paris

grande difficulté, en la leur présentant au bout de pinces; l'animal a une réaction de défense, et non de fuite, mord dans la proie qu'on lui abandonne aussitôt et le plus souvent la mange.

Afin de réduire le nombre des repas, nous utilisons autant que possible de grosses proies, d'une taille voisine de celle de la Galéode : larves de Pimélies ou Pimélies adultes dont la capsule tergale abdominale est préalablement découpée, et surtout des *Cerbalus* et des *Cerbalopsis* amputées de leurs pattes et chélicères.

Si on fournit un tel repas chaque jour à un *Othoes saharae*, il en arrive, au bout de trois ou quatre jours, à tripler pour le moins de poids du fait des possibilités considérables de distension de l'abdomen. Quand celui-ci atteint un degré de réplétion suffisant, se produit la première manifestation physiologique qui marque le début des processus de mue : la neurosécrétion cérébrale. Nous désignons la prise de nourriture qui précède immédiatement ce phénomène sous le nom de « *repas déterminant* », étant donné son rôle initiateur dans la mue. Après ce repas il arrive que l'animal se nourrisse encore quelque peu, à condition qu'il en ait l'occasion dans les deux ou trois jours qui suivent; puis son comportement change et on entre dans la deuxième période du cycle. Ainsi, pour peu que les chasses du Solifuge soient fructueuses, sa période d'activité entre deux mues peut être très réduite, de l'ordre de 4 ou 5 jours.

2° Période d'engourdissement.

Son avènement est marqué par un phénomène bien caractéristique : le *refus de nourriture*. L'animal rassasié refuse obstinément toute proie qu'on lui présente et la rejette, se bornant à mordre dans une attitude de défense. Dès ce moment, tout son comportement commence à se modifier. On n'observe plus à la tombée de la nuit l'activité frénétique qui s'emparait de lui les jours précédents. D'une façon générale il sombre peu à peu dans un état d'engourdissement. Dans les premiers jours qui suivent le *refus de nourriture*, on constate que les réactions aux excitations sont moins rapides et que l'animal, plutôt que de fuir, fait face en adoptant son attitude menaçante. Si on lui donne la liberté, sa course est peu rapide et il ne s'éloigne guère, adoptant le premier refuge qui se présente. Au bout de quinze jours, s'instaure une véritable incapacité de fuir et la seule réaction consiste dans l'adoption d'une attitude de défense qui devient de moins en moins impressionnante. La Galéode en vient à ne plus sortir de sa torpeur et aborde une nouvelle période, particulièrement remarquable, du cycle d'intermue.

3° Période de paralysie.

Cette période correspond à ce que Heymons (1901 b), décrivant la mue chez des nymphes de *Galeodes caspius*, a nommé « Torporstadium ».

Elle débute par l'adoption d'une « *posture de mue* » tout à fait caractéristique. Les appendices se raidissent progressivement jusqu'à ce que s'efface toute articulation, se relèvent et se rabattent sur le dos en un faisceau serré dirigé vers l'arrière. Cependant, le prosoma se redresse, donnant au corps une cambrure à concavité dorsale, et des constrictions segmentaires marquent l'abdomen (voir cette posture pl. II, fig. 1 et 2). Pendant les 24 h environ que dure l'adoption de cette attitude, l'animal, s'il est dérangé, parvient encore à replier laborieusement ses appendices et à faire quelques

Source : MNHN, Paris

mouvements. Mais dès que la posture se trouve parfaitement réalisée, il ne peut plus s'en départir en aucune manière. Désormais, la seule réaction dont il reste capable consiste à remuer l'abdomen pendant deux ou trois secondes à la façon d'une chrysalide de Lépidoptère. Encore faut-il, pour obtenir cette réponse, le malmener assez brutalement.

L'adoption de cette posture si particulière constitue manifestement un phénomène que le Solifuge subit passivement. Heymons l'a décrit de façon exacte mais sans pouvoir l'expliquer, en comparant le Solifuge pendant le « Torporstadium » à une *pupe* d'Insecte. Nos propres observations histologiques nous ont permis d'en apporter une explication, tout en montrant que la comparaison de Heymons n'était pas dépourvue de sens.

L'adoption de la posture de mue coïncide en effet avec le début de deux processus physiologiques que nous étudierons en détail dans la Deuxième Partie (chapitres VI et VII) de cet ouvrage. Il s'agit, d'une part, de la dissociation qui intervient entre tégument et hypoderme; d'autre part, d'une lyse affectant tous les muscles du prosoma et des appendices, et aboutissant à la dédifférenciation totale des myofibrilles (les sarcolemmes et les noyaux restant seuls en place).

L'étude histologique de nombreux spécimens fixés tout au long de la *période d'engourdissement* et de la *période de paralysie* nous a montré que la dissociation tégument-hypoderme commence à se produire précisément au moment où l'on observe les prémices de l'adoption de la posture de mue. Quant à la lyse des muscles, elle devient histologiquement perceptible une dizaine de jours auparavant. Dans ces conditions, il est très probable que l'orientation prise par les appendices ainsi que la cambrure du corps résultent de tensions qui s'établissent du fait de l'effort exercé sur le tégument rigide par les tissus qui s'en détachent et tendent à se rétracter par rapport à lui. Les muscles étant déjà en état de lyse avancée, la paralysie qui s'ensuit rend l'animal incapable de s'opposer aux effets de ces tensions, qui aboutissent à cette posture étrange qui a intrigué Heymons et, plus récemment J. L. Cloudsley-Thompson (1961. Si le Solifuge garde la possibilité de remuer l'abdomen, c'est que les muscles abdominaux ne sont pas remaniés.

Cette période, qui se termine par l'exuviation, dure 8 à 10 jours pour une température d'élevage de 38 à 40 °C. Elle est caractérisée extérieurement par la séparation tégument-hypoderme et la digestion de l'ancienne endocuticule, qui se traduit par un profond changement d'aspect du tégument.

Le décollement du tégument devient perceptible à l'œil nu au niveau du tubercule oculaire et des extrémités des appendices dès la première journée qui suit l'adoption de la posture de mue : au bout de 24 h, le tubercule oculaire exuvial apparaît vide et les yeux se voient un peu en retrait par rapport à lui. Dès lors la rétraction générale du corps dans son enveloppe tégumentaire s'accentue rapidement. Au bout de 4 ou 5 jours, la future exuvie apparaît nettement plus grande que l'animal qu'elle renferme. Au niveau des appendices, le degré de rétraction atteint 30 % environ (voir pl. II, fig. 3).

A partir du cinquième jour, le tégument commence à devenir plus mince et à se rider. Le phénomène s'accentue de façon progressive et, vers le huitième jour, il apparaît très ténu, diaphane et littéralement fripé (voir pl. II, fig. 4). On constate sur coupes histologiques que cet aspect correspond à une digestion très poussée de l'endocuticule. La proportion de substances cuticulaires réabsorbées est certainement très importante, beaucoup plus importante que chez les Scorpions par exemple. L'exuvie d'une

Source : MNHN, Paris

Galéode est toujours très ténue, et chiffonnée au point qu'il est impossible de la reconnaître, si ce n'est par les chélicères, comme la dépouille d'un Solifuge. Nous avons pu constater, par contre, que l'exuvie d'un Scorpion est relativement très rigide, et restitue parfaitement la forme extérieure de l'animal. Les processus de mue sont d'ailleurs beaucoup plus rapides chez les Scorpions que chez les Solifuges, d'après les observations de M. Auber (1963) et les nôtres propres. Nous avons pu constater qu'il n'y a chez *Buthus occitanus*, après la dernière prise de nourriture, aucune phase qui corresponde à la *période d'engourdissement* et à la *période de paralysie* des Solifuges. L'importance de la réabsorption cuticulaire qu'on observe chez ces derniers est d'ailleurs étroitement liée à la longueur remarquable de la période pré-exuviale, dont elle n'est sans doute que la conséquence naturelle. En tout état de cause, elle ne facilite nullement l'exuviation, qui est beaucoup plus laborieuse, et donne lieu plus souvent à des accidents, que chez les Scorpions.

Enfin, entre le huitième et le dixième jour, survient l'exuviation.

4° L'exuviation.

Il n'y a qu'une ligne de déhiscence. Elle apparaît au niveau des yeux, le long du front du prosoma, se prolonge latéralement des deux côtés le long des pleures et s'arrête juste avant d'aborder l'abdomen. La rupture du tégument le long de cette ligne est provoquée par les premiers efforts de l'animal, qui étire ses chélicères le plus possible en direction latéro-ventrale (voir pl. III, fig. 1). Il faut noter que ces efforts sont spasmodiques, discontinus, séparés par des temps de repos assez longs (de trente secondes à deux minutes). Ils consistent essentiellement pour l'animal à ramasser son corps au maximum dans la partie centrale de l'exuvie et à le rendre turgescent, surtout au niveau du propeltidium, par une ingestion d'air : des coupes histologiques pratiquées au moment de l'exuviation montrent que les diverticules prosomiens de l'intestin moyen sont distendus considérablement par d'énormes bulles d'air constituées au sein d'un faible résidu de produits digestifs. Du point de vue musculaire, l'effort susceptible d'être fourni est certainement très faible, étant donné que les muscles commencent à peine, après une lyse totale, à se reconstituer : c'est certainement ce qui explique le caractère laborieux et discontinu de l'exuviation. En revanche, il est certain que la rétraction du corps qui s'est produite pendant la période de paralysie favorise l'exuviation.

Une fois l'exuvie rompue dorsalement et latéralement, l'animal en sort peu à peu à l'occasion de chacun de ses efforts : le prosoma d'abord, puis les chélicères, les appendices et enfin l'extrémité de l'abdomen (voir pl. III, fig. 2 et 3). Pour finir de se dégager, il se roule sur le sol de telle sorte que ses appendices s'enroulent en spirale autour de lui. Cette pratique favorise le dégagement des extrémités des chevelus de trachées qui s'arrachent lentement hors de leurs stigmates (voir pl. IV, fig. 1 et 2).

Le rejet complet de l'exuvie réclame au moins six heures, parfois nettement plus lorsque les appendices adhèrent trop à leur fourreau et s'en dégagent mal. L'extrême faiblesse musculaire de l'animal a souvent dans ce cas des conséquences fatales : en effet, si l'exuviation dure trop longtemps, les téguments commencent à durcir avant que les appendices aient retrouvé leur articulation normale et ceux-ci se consolident dans une forme sinueuse

Source : MNHN, Paris

qui rend l'animal incapable de se mouvoir normalement. De tels accidents se produisent assez fréquemment : en élevage, nous les constatons une fois sur dix environ.

Aussitôt après l'exuviation, dans l'heure qui suit, se produit un phénomène étrange dont nous ne connaissons qu'un équivalent (1). L'air avalé par le Solifuge diffuse à travers la paroi du tube digestif et envahit, sous forme de très petites bulles, toute la cavité hémocoelienne. D'innombrables petites bulles d'air envahissent ainsi le prosoma et même tous les appendices jusqu'à leur extrémité (voir pl. IV, fig. 2 et 3). La résorption de cet air demande environ 48 h et s'effectue vraisemblablement au niveau des trachées.

5° Période de rétablissement.

Elle s'étend de l'*exuviation* à la *reprise d'activité*. Elle est caractérisée par le durcissement des téguments qui achèvent de s'édifier et aussi par la reconstitution des muscles, précédemment lysés.

Aussitôt après la mue, les téguments sont frêles et très peu rigides et les appendices, très flexibles, ne sont d'ailleurs pas pliés au niveau des articulations; ils ne le seront qu'au bout de 24 h.

Le comportement de l'animal pendant cette période rappelle celui qu'il présente à la fin de la période d'engourdissement : réactions lentes et faibles aux excitations. La cause en est identique : les muscles sont partiellement dédifférenciés, mais cette fois, le phénomène progresse en sens inverse. Au bout de huit à dix jours, ils sont entièrement redifférenciés et l'animal retrouve toute sa vivacité. Dès ce moment, et sans transition, il reprend une activité normale, manifestant en particulier son extrême voracité et son agressivité coutumières.

6° Comparaison avec les autres Arachnides.

C'est chez les Aranéides et les Opilions que la mue, relativement facile à observer, est la mieux connue. Elle n'est pas marquée par une période d'immobilité totale, ni par l'adoption d'une posture particulière, et ne paraît pas constituer pour l'animal une épreuve aussi grave que chez les Solifuges.

Par contre, chez les Pseudoscorpions, une brève relation de Kew (1929) et surtout les observations de Vachon (1935) donnent à penser qu'il se produit lors de la mue chez ces Arachnides des phénomènes comparables à ceux qui caractérisent la mue des Solifuges. Vachon décrit en effet chez plusieurs espèces de Pseudoscorpions une « phase préparatoire ou phase de léthargie », d'une durée de 7 à 14 jours, qui précède l'exuviation et durant laquelle l'animal, entièrement paralysé, est figé dans une posture caractéristique : les pattes-mâchoires sont, selon les genres, « étendues symétriquement vers l'avant » ou « ramenées en arrière le long du corps ». La phase de léthargie est également marquée par une progressive et importante rétraction du corps et des appendices à l'intérieur de l'ancienne cuticule.

---

(1) Il faut en effet comparer ce phénomène à celui qui se passe lors de la mue prélarvaire chez *Leptinotus inquilinus* (Psocoptera) : G. Tourainе (1965) a découvert qu'à cette occasion l'air avalé passe dans la cavité hémocoelienne thoracique, puis diffuse après la mue à travers la cuticule sous forme de très petites bulles qui éclatent dans le film de liquide exuvial.

Source : MNHN, Paris

On ne possède malheureusement pas encore les données histologiques qui permettraient d'interpréter cette phase du cycle d'intermue des Pseudoscorpions. Quant aux autres Arachnides réputés primitifs, et particulièrement les Pédipalpes, on ne sait que très peu de choses concernant leur mue et les travaux à venir dans ce domaine pourraient se révéler d'un grand intérêt.

Il existe toutefois un ordre d'Arachnides dont on sait qu'ils peuvent présenter de profonds bouleversements organiques à l'occasion de leur passage d'un stade à un autre. Il s'agit de certains Acariens, dont *Balaustium florale* Grandjean est sans doute le plus remarquable représentant (GRANDJEAN, 1956, 1959). Rappelons que le développement ontogénétique de cet Acarien comporte une succession de stases actives et de calyptostases. Ces dernières constituent des organismes très rudimentaires dépourvus d'appendices et d'yeux et dont les principaux organes ne paraissent pas fonctionnels; sous leur tégument s'élabore la stase active qui représente le stade suivant et qui est « normale », peu différente de l'adulte. Mais ce mode de développement est trop original pour qu'il soit possible de pousser bien loin la comparaison avec les Solifuges.

D. — LA MUE DANS DES CONDITIONS DÉFAVORABLES.

Nous avons vu que, normalement, la mue se produit dès que l'animal s'est suffisamment nourri : un *stimulus* se déclenche alors, dont l'origine est probablement à rechercher dans la réplétion abdominale. Nous allons voir maintenant que cette condition (absorption d'une certaine quantité de nourriture) n'est ni nécessaire ni suffisante lorsqu'interviennent certains facteurs, internes ou externes.

Tout d'abord, si un *Othoes* ne reçoit, après une mue, que la moitié environ de la nourriture qu'il est capable d'absorber (si par conséquent son abdomen n'atteint pas la réplétion), les processus de mue se déclenchent cependant, mais après un délai beaucoup plus long que le délai habituel : la posture de mue n'est adoptée que 70 à 80 jours après le dernier repas. Il arrive d'ailleurs souvent que dans ces conditions l'animal meure avant ou pendant l'exuviation. Il est manifeste que le déterminisme d'une telle mue est tout différent de celui des mues normales.

Par ailleurs, nous avons constaté qu'en automne la mue normale n'intervient pas, comme on pourrait s'y attendre, lorsque l'animal nourri à satiété atteint le degré maximum de réplétion abdominale. En effet, nous avons, au mois d'octobre, nourri ainsi jusqu'au *refus de nourriture* vingt Galéodes dont le comportement était tout à fait normal. Ces vingt animaux furent fixés au cours des 36 h consécutives au dernier repas, laps de temps pendant lequel se produisent habituellement deux phénomènes intéressant le système nerveux central : d'une part la neurosécrétion cérébrale, d'autre part un important phénomène sécrétoire débutant au niveau des gliosomes (voir Deuxième Partie, chapitre I, C et D). Or, chez aucun de ces vingt animaux l'observation histologique ne révéla le moindre indice de ces deux phénomènes.

Il faut donc conclure qu'aux approches de la saison froide (durant laquelle *Othoes saharae* connaît une diapause totale), il ne se produit pas

Source : MNHN, Paris

de mue, même si l'animal se nourrit à satiété et si la température reste suffisamment élevée (30 °C).

Toutefois, si la température est artificiellement maintenue à une valeur trop élevée pour que la diapause puisse avoir lieu, l'animal finit, là encore, par muer après un délai très supérieur à la normale. Cette mue est même suivie d'une ou deux autres, beaucoup plus rapides, que l'animal subit sans prendre aucune nourriture (la taille de l'animal n'augmente pas lors de ces mues; elle peut même diminuer). Enfin, la mort survient par épuisement vers la fin décembre.

Ces mues d'arrière-saison ont évidemment une signification et un déterminisme tout autres que les mues normales.

E. — APPARITION DE L'ÉTAT ADULTE.

L'état adulte peut survenir, nous l'avons déjà dit, à des stades très différents. Les plus petites femelles que nous ayons capturées avaient un propeltidium large de 50 mm, les plus grandes un propeltidium large de 100 mm. Il est exclu, selon nous, que de telles différences de taille ne correspondent pas à d'importantes différences d'âge, puisque les *Othoes saharae* ne peuvent muer qu'après de copieuses prises de nourriture (existence d'un *repas déterminant*). Nous considérons qu'il peut y avoir dans cette espèce des individus adultes au quatrième stade et d'autres seulement au neuvième ou dixième stade.

A l'appui de cette façon de voir il y a le fait que les petits adultes ne se rencontrent qu'au printemps. Passé le 15 juin, on ne récolte plus que des adultes dont le propeltidium mesure au moins 7 mm de large. Les résultats obtenus en élevage corroborent les données des chasses sur le terrain. Il faut croire que l'élévation brusque de température qui se produit en mai stimule la reproduction, davantage que ne le fait une haute température établie depuis un certain temps.

Enfin, il faut signaler que les mâles n'atteignent pas d'aussi grandes tailles que les femelles. Il paraît des plus probables que le dernier, sinon les deux derniers stades auxquels peuvent accéder les femelles leur sont interdits. En effet, si les plus petits mâles sont de la taille des plus petites femelles, les plus grands sont toujours plus petits que les plus grandes femelles : leur propeltidium atteint rarement 8,5 mm de largeur, contre 10 pour les femelles. Cette disproportion est d'ailleurs faible si on la compare à celle qu'on peut constater chez de nombreux Aranéides.

F. — LA DIAPAUSE HIVERNALE ET LA LONGÉVITÉ.

Othoes saharae n'est guère actif que la moitié de l'année. Dès le mois d'octobre, son activité est très réduite et on ne le capture plus que rarement. Du début novembre à la fin mars environ, il ne quitte plus son abri souterrain. La température joue un rôle certain dans cette diapause, particulièrement manifeste au moment de la reprise d'activité : celle-ci inter-

Source : MNHN, Paris

vient plus ou moins tôt selon que les chaleurs vernales sont plus ou moins précoces; des pluies de printemps peuvent même retarder considérablement la sortie des Galéodes (jusqu'en mai) en provoquant un refroidissement par évaporation dans la couche superficielle de sable.

Mais l'abaissement de température, s'il est nécessaire à l'avènement de la diapause, ne constitue pas un facteur déterminant. Nous avons vu plus haut (p. 45) qu'au mois d'octobre, même si la température est encore assez élevée, le *refus de nourriture* succédant à la satiété n'est pas suivi de l'accès de neurosécrétion cérébrale qui, habituellement, se produit à ce moment précis, ni de la mue à laquelle on pourrait s'attendre; ce n'est que si la température est artificiellement maintenue à une valeur trop élevée qu'une mue finit par se produire, suivie d'une ou deux autres et de la mort de l'animal. Ces mues qui s'effectuent sans que l'animal se nourrisse ni ne grandisse ont une signification toute différente des mues normales de croissance.

Cependant, la mue qui, au mois d'octobre, ne se produit pas à l'issue de la *période d'activité* (pourtant normalement vécue), n'est pas supprimée. Elle n'est que différée : nous avons observé en élevage qu'au printemps, lorsque la température remonte jusqu'à un maximum journalier d'environ 30 °C, les processus de mue se déclenchent avant toute reprise d'activité de la part de l'animal. Les premières semaines de la saison annuelle d'activité représentent ainsi pour le Solifuge la deuxième partie d'un cycle d'intermue entamé plusieurs mois auparavant. Il est d'ailleurs nécessaire, pour que l'animal subisse sa longue diapause dans de bonnes conditions, qu'il se soit au préalable nourri jusqu'à satiété. En effet nous avons mis en hibernation une vingtaine d'*Othoes* nourris, après une mue, de façon relativement parcimonieuse : aucun n'a survécu à 45 jours de froid.

Ainsi, la diapause est obligatoire. Il est impossible (nous l'avons tenté en vain plusieurs années de suite) de maintenir des *Othoes* en activité pendant l'hiver en les gardant en élevage à 35 °C. L'arrêt de développement, s'il ne peut se produire qu'à l'occasion d'un abaissement de température, procède en réalité d'une sorte de fatigue physiologique.

Une question qui se pose est celle du temps minimum de diapause permettant à l'animal de reprendre une activité normale. Il serait également intéressant de savoir s'il y a une relation entre la durée de la diapause et la durée de la période d'activité consécutive. Une diapause d'un mois serait-elle suivie d'une période d'activité aussi longue qu'une diapause de cinq mois ?

Nous n'avons pas encore pu mener à bien les expériences permettant de répondre à ces questions. Par contre, nous avons étudié les effets d'une diapause artificielle survenant en pleine période d'activité. Le 15 juin 1964, cinquante *Othoes*, qui avaient depuis 5 à 10 jours dépassé le stade du *refus de nourriture*, furent placés à une température de 5 °C. Ils furent replacés à la température de 35 °C au bout de 45 jours. Vingt-deux survécurent (1) et adoptèrent la posture de mue une quinzaine de jours après leur réanimation. Le déroulement des processus de mue n'avait donc été en rien affecté par cet arrêt de développement.

---

(1) L'humidité relative (environ 50 %) à laquelle ils furent soumis pendant l'expérience était sans doute trop élevée, d'où l'importance des pertes.

Source : MNHN, Paris

Compte tenu de la longue diapause hivernale et de ce que nous savons du développement d'*Othoes saharae*, il est possible d'évaluer sa longévité. Elle sera évidemment très différente selon que l'état adulte interviendra à tel ou tel stade. Toutefois, le développement le plus court (animal adulte au quatrième stade) ne saurait s'étendre sur une seule saison. Les premiers accouplements ayant lieu début mai, on ne trouve pas de nymphes du premier stade avant le 15 juin, et à raison de 40 jours au moins par cycle d'intermue, le quatrième stade ne pourrait être atteint que début octobre, et il est fort douteux qu'il le soit. Par contre, ces individus pourront fort bien se reproduire dès le printemps suivant (nous avons vu que la plupart des adultes capturés en mai sont de petite taille); dans ce cas limite, la Galéode aura vécu deux saisons. Mais elle peut fort bien en vivre trois, plus de deux saisons étant nécessaires pour que s'effectuent huit ou neuf mues.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LA REPRODUCTION

A. — LES ORGANES GÉNITAUX.

Leur développement commence dès avant la mue adulte, pendant la période de paralysie qui la précède. Lors de l'exuviation, ils sont déjà bien développés, alors que chez les nymphes existent seuls des rudiments à peine discernables, ne mesurant que deux ou trois millimètres. A ce stade, chez les femelles, l'ovogenèse est bien avancée, et la spermiogenèse est terminée chez les mâles. Ainsi la différenciation sexuelle va-t-elle de pair avec les processus de mue; aussi n'est-il pas exclu que chez le mâle, les organes génitaux soient responsables, par une action humorale, de l'apparition des caractères sexuels secondaires.

Après l'exuviation, le tractus génital termine rapidement son développement et la maturité sexuelle survient dès la reprise d'activité, au bout de six à huit jours, chez les mâles comme chez les femelles.

1° Tractus génital femelle.

Il est constitué d'un utérus bicorne dont les deux éléments, fixés au tégument à leur extrémité postérieure par des tendons suspenseurs, s'étendent tout le long de l'abdomen et confluent au niveau du segment génital (deuxième segment abdominal) en une chambre génitale. Le bord externe de chaque corne utérine constitue un feston de villosités dont chacune porte un ovule. L'aspect général évoque bien la figure donnée par Dufour (1861) et se rapportant à *Galeodes barbarus*. Toutefois, on retrouve chez *Othoes saharae*, au niveau de la chambre génitale, deux diverticules sacciformes qui ont été signalés par Birula (1894) chez *Galeodes araneoïdes* mais qui n'ont été vus ni par Dufour chez *Galeodes barbarus* ni par Vachon (1945) chez *Oparbona simoni*.

La confection de coupes histologiques (pièces fixées au Bouin ordinaire, coloration à l'Azan) pendant la maturation génitale (soit quelques jours après la mue imaginale) nous a permis de préciser ces données.

a) La chambre génitale (voir pl. ci-contre, fig. 1).

Elle est fermée par un épais bourrelet chitineux, représentant une différenciation du sternite génital, interrompu en son milieu par la fente constituant l'ouverture de la chambre. Celle-ci est manifestement d'origine ectodermique, sa paroi ayant tout l'aspect d'un épithélium hypodermique : elle émet vers l'intérieur quatre profonds diverticules et sécrète une formation tégumentaire très épaisse mais certainement très souple étant donné sa texture très finement et très lâchement stratifiée, qui constitue sans doute un capiton protecteur.

Source : MNHN, Paris

b) Les diverticules sacciformes (voir pl. VII, fig. 5).

Ils ont également une paroi typiquement épithéliale. Nous avons pu élucider leur nature en pratiquant des coupes sur des femelles prises avant et après la fécondation. Avant, ils sont vides et ne présentent rien de particulier. Peu après, ils sont entièrement remplis d'une masse homogène constituée de spermatozoïdes (voir pl. ci-contre, fig. 2). Il est remarquable qu'on ne trouve à ce stade (du moins après un seul accouplement), aucun spermatozoïde ni grain spermatique en dehors de ces formations qui constituent de toute évidence des *réceptacles séminaux* dans lesquels les spermatozoïdes séjournent jusqu'à ce que les ovaires soient arrivés à complète maturation. Il est également vraisemblable que c'est dans ces réceptacles, sous l'action de quelque sécrétion, que les spermatozoïdes sont dissociés par dissolution du mucus qui les agglomère. Toutefois, nous n'avons pas de preuve histologique d'une telle sécrétion.

c) L'utérus.

Il se présente sous forme de deux longs sacs à peu près tubulaires, présentant dans leur longueur de nombreux et fins plissements qui permettront plus tard leur distension. La paroi est mince et pourvue d'une fine tunique de muscles longitudinaux. Les deux cornes de l'utérus sont « irriguées » par un lacis trachéen très fin et très serré. Leur lumière contient de très nombreux *hématocytes érythrophiles* (voir Deuxième Partie, chapitre II, 1) qui jouent vraisemblablement un rôle trophique. Après la fécondation des ovules, ces deux sacs connaissent un nouvel accroissement de taille lorsque les œufs passent dans leur lumière. Chaque branche décrit alors plusieurs sinuosités, si bien que sa longueur totale dépasse largement la longueur de l'abdomen (voir pl. VII, fig. 4). Les deux parties de l'utérus peuvent contenir en tout, selon la taille de la femelle, de 40 à 120 œufs (ou plutôt embryons), et occupent la quasi-totalité de l'abdomen, les diverticules digestifs s'étant vidés au cours de l'ovogenèse (voir pl. VII, fig. 1).

d) Les ovaires.

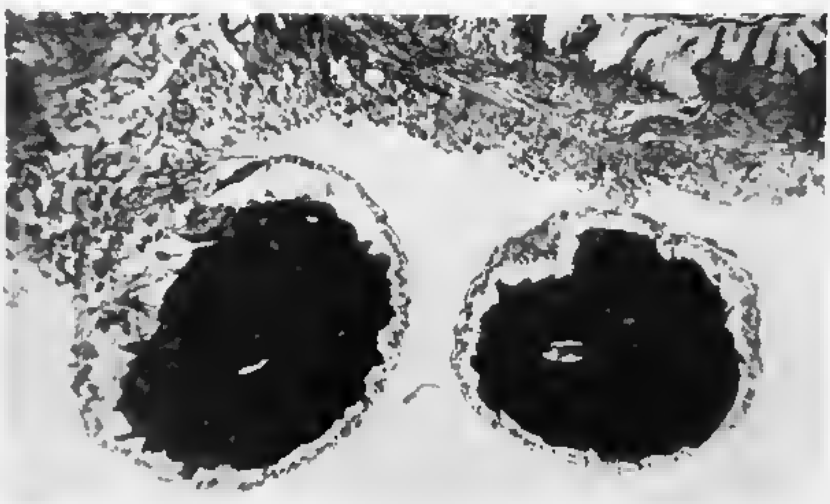
Ils sont représentés par deux festons de villosités, différenciés du côté externe par les deux branches de l'utérus (voir pl. VII, fig. 2 et 3). Ces villosités présentent à leur apex une discontinuité de structure, leurs cellules apicales s'affrontant bord à bord sans se souder. Une fente virtuelle est ainsi ménagée par laquelle l'œuf, après sa fécondation, s'insinuera dans la lumière du sac utérin.

Chaque villosité porte en effet à son sommet un ovule (il est probable que la villosité se développe au contact d'une cellule germinale). L'ovule effectue dans cette situation toute sa vitellogenèse. Celle-ci une fois terminée et la caryogamie consommée, l'œuf passe dans l'utérus où il effectue la première partie de son développement qui amène l'embryon au stade de larve. La ponte intervient alors, en une seule fois, et aussitôt après, l'éclosion.

Mais quand la femelle n'a pas l'occasion de s'accoupler, quand la caryogamie, par conséquent, ne peut avoir lieu au terme de la maturation

Source : MNHN, Paris

1



2

1 : coupe de chambre génitale de femelle montrant l'épais capitonnage tégumentaire finement stratifié; o. : orifice de la chambre; 2 : coupe des réceptacles séminaux, bourrés de spermatozoïdes.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ovarienne, les ovules ne passent pas dans l'utérus. Une fois leur développement achevé, ils restent à sa surface sous forme de grappes. Au bout d'un mois environ, ils commencent à se lyser, dégénèrent *in situ*, et deux à trois mois après la mue adulte, la femelle meurt sans avoir pondu. Il y a donc un déterminisme du passage des œufs dans l'utérus, qui n'intervient qu'après la caryogamie. Il est vraisemblable que l'ovule une fois fécondé émet une substance qui agit sur la villosité sous-jacente en faisant s'ouvrir la fente apicale jusque-là virtuelle.

2° Tractus génital mâle.

Il est rigoureusement identique à celui de *Galeodibus olivieri*, décrit par VACHON (1945) dont nous reproduisons les figures (voir fig. 22). Il se compose, de chaque côté, de deux longs *tubes testiculaires* très contournés, étroitement mêlés aux diverticules digestifs et aux tubes de MALPIGHI, qui s'élargissent pour former deux courts *canaux déférents*, lesquels fusionnent en une *vésicule déférente* impaire. Canaux déférents et vésicule déférente ont une même structure histologique (leur paroi comporte une tunique de fibres musculaires croisées) et même valeur fonctionnelle : celle de réservoir de sperme. Quant à la *chambre génitale*, elle ne représente que l'exutoire impair des deux vésicules déférentes; elle communique avec l'extérieur, au niveau du deuxième segment abdominal, par la *fente génitale*. Nous n'avons pas observé de glandes annexes.

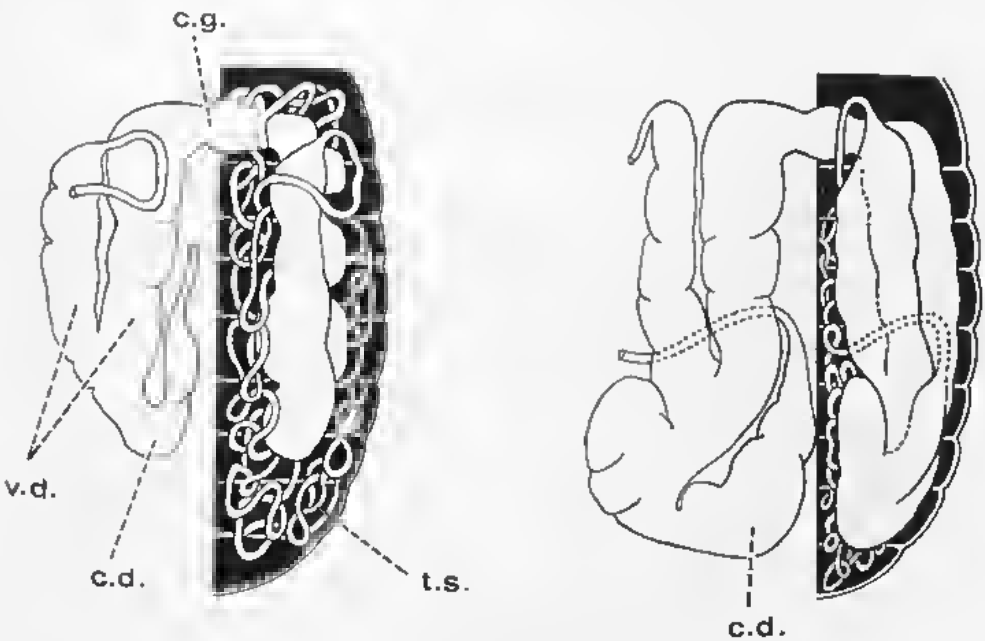


FIG. 22. — Tractus génital mâle de *Galeodibus olivieri* (d'après VACHON), tout à fait semblable à celui d'*Othoes saharae*.

t. s. : tubes séminifères; c. d. : canal déférent; v. d. : vésicules déférentes; c. g. : chambre génitale.

Source : MNHN, Paris

Le développement du tractus génital ainsi que la spermatogenèse et la spermiogenèse s'effectuent pendant la *période de paralysie* qui précède la mue adulte; la spermiogenèse est terminée quand se produit l'exuviation. A ce stade les tubes testiculaires représentent la partie la plus importante de l'appareil reproducteur. Ils se voient très nettement par transparence, sur l'animal vivant, sous l'aspect d'un lacis très serré de tubules blancs répartis dans tout l'abdomen. Histologiquement, ils présentent une paroi mince, réduite désormais à la *tunica propria* et un contenu très dense exclusivement formé de spermatozoïdes agglomérés. Pendant les jours qui suivent, ceux-ci s'ordonnent *in situ* pour constituer des éléments fusiformes d'environ 1 mm de long sur 0,25 mm de diamètre, que nos prédécesseurs ont nommé « spermatophores » et que nous appellerons, quant à nous, « grains spermatiques ».

Une semaine environ après l'exuviation, les tubes testiculaires se vident, en une seule fois, dans les canaux et vésicules déférents qui se trouvent distendus considérablement par un millier de grains spermatiques et occupent alors dans l'abdomen une place appréciable, cependant que les testicules dégénèrent.

L'ensemble des grains spermatiques se trouve englué dans un mucus. Quant aux grains eux-mêmes, nous en avons fait des coupes histologiques. Ils sont constitués de spermatozoïdes très serrés, orientés selon le grand axe du grain et qui ne semblent pas agglomérés par un ciment. Ils sont seulement enveloppés dans une capsule anhiste, de 5 à 6 μ d'épaisseur, qui nous paraît consister en une condensation de mucus. La question de la membrane des « spermatophores » de Solifuges, que nos prédécesseurs avaient laissée pendante, est ainsi tranchée.

B. — LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.

1° La femelle.

Elle ne possède pas de caractères sexuels secondaires, en ce sens que rien ne la distingue extérieurement d'un jeune immature, la mue adulte ne s'accompagnant de l'acquisition d'aucun caractère morphologique nouveau. La femelle ne peut être reconnue comme adulte que par le développement du tractus génital, perceptible aussitôt après l'exuviation au niveau de la chambre génitale.

2° Le mâle.

Il se distingue nettement de la femelle et des jeunes par plusieurs caractères.

Les proportions du corps sont différentes, le mâle étant moins trapu, plus élancé que la femelle. Les proportions du propeltidium, seule partie mesurable du corps, le montrent. Nous avons mesuré les propeltidiums de 30 mâles et de 30 femelles. Le rapport moyen « largeur/longueur » est de 1,29 pour les mâles et de 1,42 pour les femelles. La différence entre ces rapports est très significative, car les intervalles de confiance des deux paramètres ne se chevauchent pas du tout.

Source : MNHN, Paris

Les phanères sont plus importants chez le mâle. Les pédipalpes portent des soies et des épines beaucoup plus longues et abondantes que chez les femelles. On trouve également sur les chélicères des épines, et sur le propeltidium des poils courts, qui ne se retrouvent pas chez les femelles.

Les pédipalpes du mâle sont nettement plus longs et plus robustes que ceux de la femelle. Chez 64 mâles, le rapport moyen « longueur du pédipalpe/largeur du propeltidium » est de 7,03. Chez 46 femelles, il est de 5,53. Nous verrons plus loin que c'est essentiellement au moyen de ses pédipalpes que le mâle maintient la femelle au cours de l'accouplement.

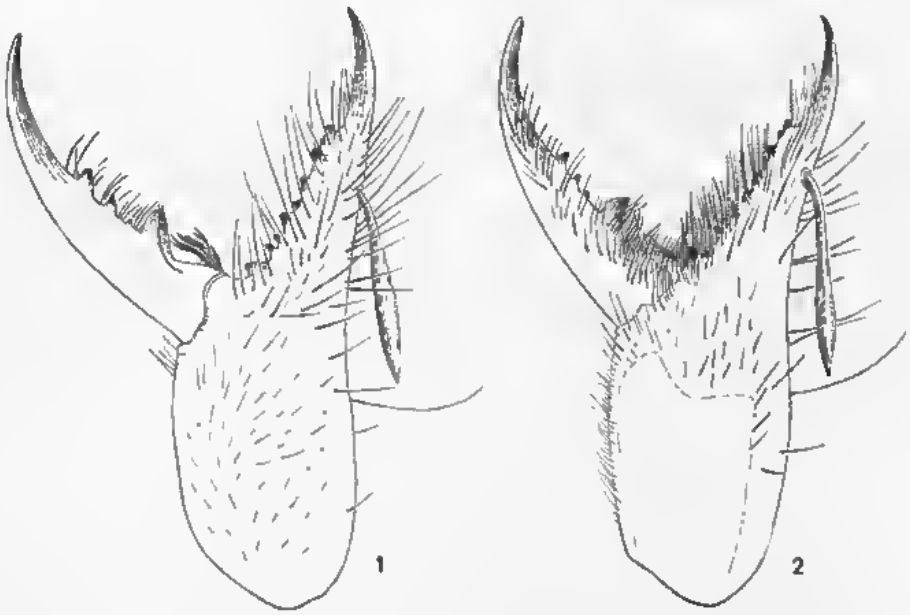


FIG. 23. — Chélicère de mâle; 1 : vue externe; 2 : vue interne. Remarquer la réduction considérable des dents du doigt fixe.

Les chélicères du mâle (voir fig. 23) sont très différentes de celles de la femelle. Par leurs phanères, nous l'avons vu; également par la présence chez le mâle du classique flagelle; par les proportions aussi (chez 30 femelles, le rapport moyen « longueur totale/largeur maxima » est de 3,33, alors que chez 30 mâles il est de 3,57 (1); mais surtout par leur denture : chez le mâle, les dents du doigt fixe sont pratiquement inexistantes, presque indiscernables; celles du doigt mobile sont également réduites, mais dans de moindres proportions. Il faut noter à ce propos que les chélicères sont pour le mâle de véritables organes copulateurs. Lors de l'accouplement, il est amené à mordre la femelle pour la placer dans la posture adéquate, et

(1) La différence entre les deux moyennes est un peu moins significative que dans le cas des proportions du propeltidium, les intervalles de confiance se chevauchant très légèrement.

Source : MNHN, Paris

c'est avec les doigts fixes des chélicères qu'il enfonce le sperme dans la chambre génitale de la femelle. Si ses chélicères possédaient la denture normale de l'espèce, il est très probable que la femelle serait fréquemment blessée au cours de l'accouplement.

Les raquettes coxales (voir fig. 18) sont beaucoup plus développées chez le mâle que chez la femelle. Chez 37 mâles, le rapport moyen « largeur du propeltidium/largeur de la cinquième raquette coxale » est de 1,38. Chez 32 femelles, il est de 3,7.

3° Mode d'apparition des caractères sexuels secondaires.

Nous avons voulu vérifier que les variants sexuels du mâle apparaissaient bien en une seule fois, lors de la mue adulte, comme il le paraît à première vue. En ce qui concerne les phanères, le flagelle et la denture des chélicères, le fait est évident. Il l'est moins en ce qui concerne les dimensions des pédipalpes et des raquettes coxales. Aussi avons-nous mesuré ces variants chez un grand nombre de jeunes de tous stades, ainsi que de femelles et de mâles appartenant aux divers stades auxquels l'état adulte peut se manifester. Les résultats sont résumés dans les tableaux ci-après. Il en ressort nettement qu'il est impossible de distinguer chez les jeunes deux populations du point de vue des variants sexuels, et que les femelles sont, à cet égard, rigoureusement identiques aux jeunes, les deux populations se confondant.

	X-2,5	X-1,5	X-2,5	X-3,5	X-2,5	fy	Y-B	fy (Y-B)	fy (Y-B)²
8,75				0	1 (1)	1 (2)	2	2	4	8
8,25				0	4 (0,75)	1 (1,5)	5	1,5	7,5	11,25
7,75				1 (0)	10 (0,5)		11	1	11	11
7,25			1 (-0,25)	4 (0)			5	0,5	2,5	1,25
6,75	0	0	0	3 (0)	0	0	6	0	0	0
6,25			3 (0,5)	6 (0,25)	1 (0)		10	− 0,5	− 5	2,5
5,75			7 (1)	0			7	− 1	− 7	7
5,25			3 (1,5)	1 (0,75)	0		4	− 1,5	− 6	9
fx			13	11	9	15	2	50		+ 7	50
X-A			-1	-0,5	0	0,5	1				
fx (X-A)			-13	-5,5	0	7,5	2	+ 9			
fx (X-A)²			13	2,75	0	3,75	2	21,5			
Σfxy (X-A)(Y-B)			13	2	0	9	3,5	27,5			

TABLEAUX A, B, C. — Tableaux de corrélation relatifs aux dimensions, en millimètres, de la cinquième raquette coxale (en abscisses) et du propeltidium (en ordonnées) chez les mâles (A : ci-dessus), chez les femelles (B : ci-contre en haut) et chez les immatures C : ci-contre en bas).

Source : MNHN, Paris

	1,25	1,75	2,25	2,75	fy	Y–B	fy(Y–B)	fy (Y–B)^2
9,75		0		1 (2,5)	1	2,5	2,5	6,25
9,25		0	4 (1)		4	2	8	16
8,75		0	5 (0,75)		5	1,5	7,5	11,25
8,25		0	5 (0,5)		5	1	5	5
7,75		1 (0)	4 (0,25)		5	0,5	2,5	1,25
7,25	0	4 (0)	1 (0)	0	5	0	0	0
6,75		5 (0)			5	– 0,5	– 2,5	1,25
6,25		9 (0)			9	– 1	– 9	9
5,75		6 (0)			6	– 1,5	– 9	13,50
5,25	1 (1)	0			1	– 2	– 2	4
fx	1	25	19	1	46		+ 3	67,5
X–A	–0,5	0	0,5	1				
fx (X–A)	–0,5	0	9,5	+1	10			
fx (X–A)^2	0,25	0	4,75	1	6			
Σfxy (X–A)(Y–B)	1	0	11,25	2,5	14,75			

	0,75	1,25	1,75	2,25	fy	Y–B	fy (Y–B)	fy (Y–B)^2
9,75		0		2 (5)	2	5	10	50
9,25		0		2 (4,5)	2	4,5	9	40,5
8,75		0		0 (4)	0	4	0	0
8,25		0		2 (3,5)	2	3,5	7	24,5
7,75		0		5 (3)	5	3	15	45
7,25		0	6 (1,25)	6 (2,5)	12	2,5	30	75
6,75		0	1 (1)	12 (2)	13	2	26	52
6,25		0	8 (0,75)		8	1,5	12	18
5,75		5 (0)	16 (0,5)		21	1	21	21
5,25		19 (0)	5 (0,25)		24	0,5	12	6
4,75	0	25 (0)	1 (0)	0	26	0	0	0
4,25	10 (0,25)	16 (0)			26	– 0,5	–13	6,5
3,75	38 (0,5)	2 (0)			40	– 1	–40	40
3,25	25 (0,75)	0			25	–1,5	–37,5	56,25
fx	73	67	37	29	206		+ 51,5	434,75
X–A	0,5	0	0,5	1				
fx (X–A)	–36,5	0	18,5	29	+ 11			
fx (X–A)^2	18,25	0	9,25	29	56,5			
Σfxy (X–A)(Y–B)	40,25	0	25,75	80	146			

Source : MNHN, Paris

	mâles	femelles	immatures
f	50	46	206
$\bar{X}$	5,43	1,97	1,30
$\bar{Y}$	6,89	7,31	5,00
σ_x	0,64	0,28	0,52
σ_y	0,98	1,20	1,43
covariance p	0,53	0,31	0,71
coefficient corrélation r	0,86	0,92	0,96

TABLEAU D. — Degré de corrélation entre la largeur de la cinquième raquette coxale ($\bar{X}$) et la largeur du propeltidium ($\bar{Y}$) chez les mâles, les femelles et les immatures.

La valeur du coefficient de corrélation étant, dans les trois cas, proche ou même très proche de 1, il y a une forte corrélation entre les deux caractères, chez les sexués comme chez les immatures.

Le diagramme de dispersion ci-contre (tableau E) montre nettement que les immatures et les femelles constituent une seule population à l'égard de la taille relative des raquettes coxales; par contre, les mâles en constituent une autre nettement distincte.

Ce résultat est confirmé si l'on pratique un test d'homogénéité (comparaison des moyennes des rapports « largeur du propeltidium/largeur de la 5e raquette coxale ») :

mâles		femelles		immatures	
X	f	X	f	X	f
1,25	7	3,20	3	3,20	13
1,35	16	3,40	4	3,40	6
1,45	11	3,60	10	3,60	5
1,55	3	3,80	6	3,80	5
	37	4,00	6	4,00	3
		4,20	3	4,20	1
			32		33

TABLEAU F. — X = rapports « largeur du propeltidium/largeur de la cinquième raquette coxale ».
f = nombre d'individus par classe.

Les mâles, les femelles et les immatures utilisés ont tous été choisis d'une taille comparable, la dimension de référence étant la largeur du propeltidium.

Source : MNHN, Paris

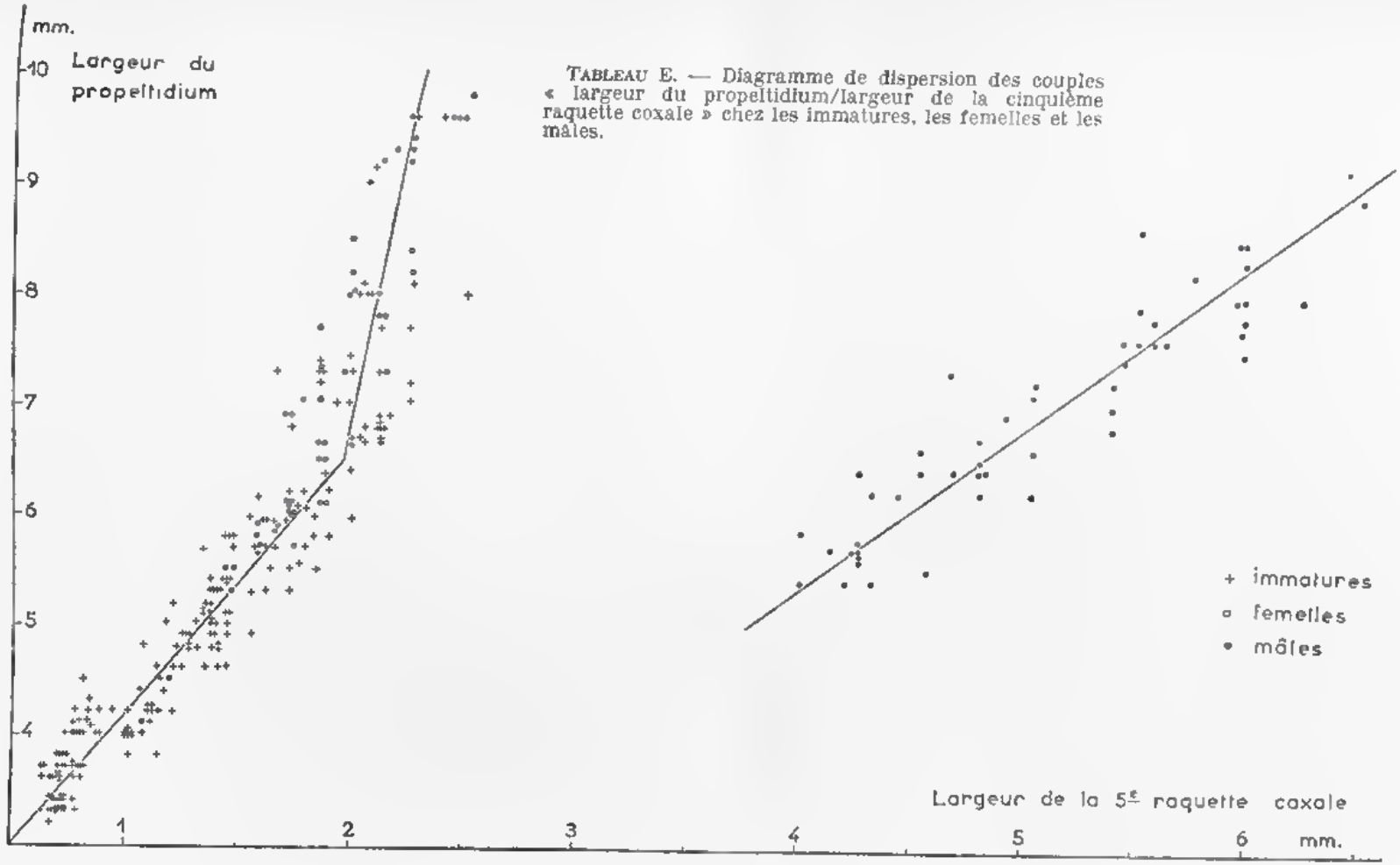


TABLEAU E. — Diagramme de dispersion des couples « largeur du propeltidium/largeur de la cinquième raquette coxale » chez les immatures, les femelles et les mâles.

Source : MNHN, Paris

De ce tableau, on tire aisément la valeur

des moyennes :

$\bar{X} = 1{,}38$ pour les mâles.

$\bar{X} = 3{,}70$ pour les femelles.

$\bar{X} = 3{,}49$ pour les immatures.

des variances :

$\bar{v} = 0{,}008$ pour les mâles.

$\bar{v} = 0{,}10$ pour les femelles.

$\bar{v} = 0{,}11$ pour les immatures.

des écarts-types :

$\sigma = 0{,}09$ pour les mâles.

$\sigma = 0{,}33$ pour les femelles.

$\sigma = 0{,}34$ pour les immatures.

A partir de ces données, on procède, au moyen du test t, à la comparaison des valeurs moyennes que prend le rapport « largeur du propeltidium/largeur de la 5e raquette coxale »

— chez les immatures et les femelles
— chez les immatures et les mâles
— chez les mâles et les femelles

Dans le premier cas, le paramètre t a une valeur très proche de 1,5 : cette valeur étant très inférieure à 2, la différence entre les moyennes n'est pas significative.

Dans les deux autres cas, la valeur du paramètre t est respectivement très voisine de 17 et de 19. Ces valeurs étant très supérieures à 2,6, la différence entre les moyennes est hautement significative.

Ainsi, les immatures sont bien, à taille égale, identiques aux femelles sous le rapport de la taille relative des raquettes coxales. Ils diffèrent des mâles, à cet égard, dans les mêmes proportions que les femelles.

Source : MNHN, Paris

	39	41	43	45	47	49	51	53	55	57	59	f_y	Y-B	f_y (Y-B)	f_y (Y-B)^2
8,75						0			1 +9		3 +15	4	1,5	6	9
8,25						0				3 +8		3	1	3	3
7,75						0	1 +1	5 +2	4 +3	1 +4		11	0,5	5,5	2,7
7,25	0	0	0	0	0	1 0	3 0	4 0	1 0	0	0	9	0	0	0
6,75		1		1 +2	1 +1	3 0	3 −1			1		10	−0,5	−5	2,5
6,25			3 +6	5 +4	6 +2	0						14	−1	−14	14
5,75	1 +15	5 +12	3 +9	1 +6		0						10	−1,5	−15	22,5
5,25	2 +20	2 +16	1 +12			1						6	−2	−12	24
f_x	3	8	7	7	7	5	7	9	6	5	3	67		−31,5	77,7
X-A	−10	−8	−6	−4	−2	0	2	4	6	8	10				
f_x (X-A)	−30	−64	−42	−28	−14	0	14	36	36	40	30	−22			
f_x (X-A)^2	300	512	252	112	28	0	28	144	216	320	300	2212			
Σf_{xy} (X-A) (Y-B)	55	92	57	28	13	0	−2	10	21	28	45	347			

TABLEAU G. — Tableau de corrélation relatif aux dimensions, en millimètres, du pédipalpe (en abscisses) et du propeltidium (en ordonnées), chez les mâles.

	34	36	38	40	42	44	46	48	50	f_y	Y-B	f_y (Y-B)	f_y (Y-B)^2
9,75					0	1 +4	3 +8	4 +12	1 +16	9	2	18	36
9,25					0	1 +3	6 +6	1 +9		8	1,5	12	18
8,75					0		1 +4			1	1	1	1
8,25					3 0	6 +1			1 +4	10	0,5	5	2,5
7,75	0	0	2 0	10 0	3 0	0	0	0	0	15	0	0	0
7,25			2 +2	7 +1	2 0	1 −1				12	−0,5	−6	3
6,75			3 +4	4 +2	0					7	−1	−7	7
6,25	2 +12	3 +9	2 +6		0					7	−1,5	−10,5	15,7
5,75	7 +16	4 +12			0					11	−2	−22	44
5,25	1 +20				0					1	−2,5	−2,5	6,2
f_x	10	7	9	21	8	9	10	5	2	81		−12	133,4
X-A	−8	−6	−4	−2	0	2	4	6	8				
f_x (X-A)	−80	−42	−36	−42	0	18	40	30	16	−96			
f_x (X-A)^2	640	252	144	84	0	36	160	180	128	1624			
	156	75	28	15	0	12	64	57	20	427			

TABLEAU H. — Tableau de corrélation relatif aux dimensions, en millimètres, du pédipalpe (en abscisses) et du propeltidium (en ordonnées), chez les femelles.

Source : MNHN, Paris

	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53	f_y	Y-B	$f_y(Y-B)$	$f_y(Y-B)^2$
9,75									0						2 +42	4 +49	3 +56		9	3,5	31,5	110,2
9,25									0					3 +30	1 +36				4	3	12	36
8,75									0						2 +30				2	2,5	5	12,5
8,25									0			1 +12		6 +20	1 +24				8	2	6	32
7,75									0				5 +12						5	1,5	7,5	11,2
7,25									0		3 +4	5 +6	4 +8						12	1	12	12
6,75									1 0		4 +2	7 +3	1 +4						13	0,5	6,5	3,2
6,25	0	0	0	0	0	0	0	0	3 0	3 0	2 0	0	0	0	0	0	0		8	0	0	0
5,75								6 +1	15 0	5 −1									26	−0,5	−13	6,5
5,25						1 +6	9 +4	11 +2	0										21	−1	−21	21
4,75					1 +12	20 +9	6 +6		0										27	−1,5	−40,5	60,7
4,25			4 +24	10 +20	7 +16				0										21	−2	−42	84
3,75		9 +35	19 +30	3 +25					0										31	−2,5	−77,5	193,7
3,25	4 +48	19 +42							0										23	−3	−69	207
f_x	4	28	23	13	8	21	15	17	19	8	9	13	10	9	6	4	3		210		−182,5	790,0
X-A	−16	−14	−12	−10	−8	−6	−4	−2	0	2	4	6	8	10	12	14	16					
f_x (X−A)	−64	−392	−276	−130	−64	−126	−60	−34	0	16	36	78	80	90	72	56	48		−670			
f_x $(X-A)^2$	1024	5488	3312	1300	512	756	240	68	0	32	144	468	640	900	864	784	768		17300			
Σf_{xy} (X-A) (Y-B)	1192	1113	666	275	124	186	72	28	0	−5	20	63	96	210	204	196	168		3608			

TABLEAU I. — Tableau de corrélation relatif aux dimensions, en millimètres, du pédipalpe (en abscisses) et du propeltidium (en ordonnées), chez les immatures.

	mâles	femelles	immatures
f	67	81	210
$\bar{X}$	48,67	40,82	31,81
$\bar{Y}$	6,78	7,60	5,38
σ_x	5,65	4,31	8,50
σ_y	0,97	1,28	1,73
covariance p	5,32	5,09	14,41
coefficient corrélation r	0,97	0,86	0,97

TABLEAU J. — Degré de corrélation entre la longueur du pédipalpe ($\bar{X}$) et la largeur du propeltidium ($\bar{Y}$) chez les mâles, les femelles et les immatures.

Source : MNHN, Paris

La valeur du coefficient de corrélation étant, dans les trois cas, proche ou même très proche de 1, il y a une forte corrélation entre les deux caractères, chez les sexués comme chez les immatures.

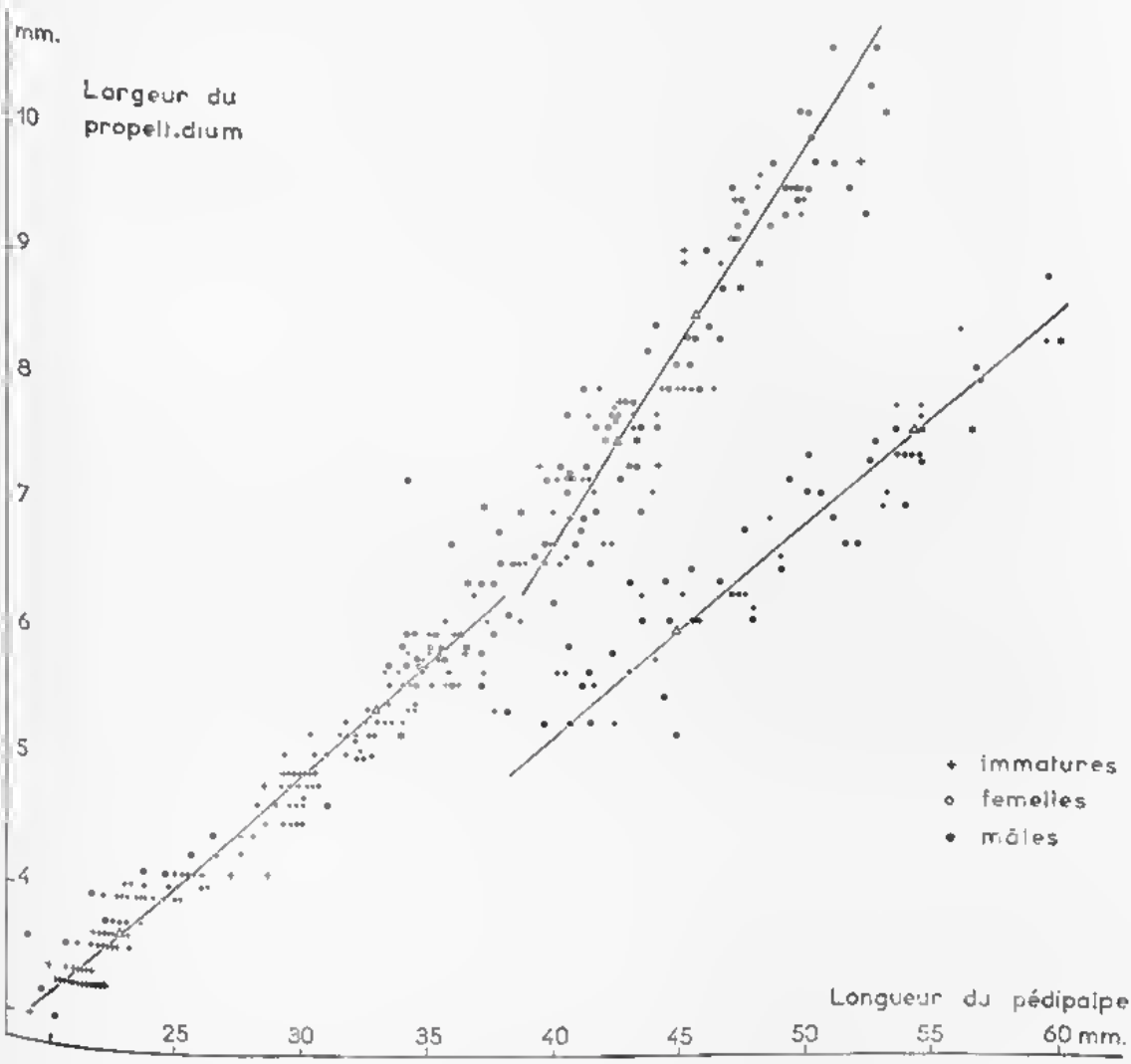


TABLEAU K. — Diagramme de dispersion des couples « largeur du propeltidium/longueur du pédipalpe » chez les immatures, les femelles et les mâles.

Le diagramme de dispersion ci-dessus (tableau K) montre nettement que les immatures et les femelles constituent une seule population à l'égard de la longueur relative des pédipalpes; par contre, les mâles en constituent une autre, nettement distincte.

Ce résultat est confirmé si l'on pratique un test d'homogénéité (comparaison des moyennes des rapports « longueur du pédipalpe/largeur du propeltidium ») :

Source : MNHN, Paris

mâles		femelles		immatures	
X	f	X	f	X	f
6,45	2	5,25	6	5,05	6
6,65	6	5,45	24	5,25	6
6,85	15	5,65	8	5,45	8
7,05	15	5,85	8	5,65	12
7,25	14		46	5,85	9
7,45	8			6,05	7
7,65	3			6,15	2
7,75	1				50
	64				

TABLEAU L. — X = rapports « longueur du pédipalpe/largeur du propellidium ».
f = nombre d'individus par classe.
Les mâles, les femelles et les immatures utilisés ont tous été choisis d'une taille comparable, la dimension de référence étant la largeur du propellidium.

De ce tableau, on tire aisément la valeur

des moyennes :

$\overline{X}$ = 7,03 pour les mâles.
$\overline{X}$ = 5,53 pour les femelles.
$\overline{X}$ = 5,61 pour les immatures.

des variances :

$\overline{v}$ = 0,09 pour les mâles.
$\overline{v}$ = 0,04 pour les femelles.
$\overline{v}$ = 0,11 pour les immatures.

des écarts-types :

σ = 0,30 pour les mâles.
σ = 0,20 pour les femelles.
σ = 0,34 pour les immatures.

A partir de ces données, on procède, au moyen du test *t*, à la comparaison des valeurs moyennes que prend le rapport « longueur du pédipalpe/largeur du propeltidium »

— chez les immatures et les femelles.
— chez les immatures et les mâles.
— chez les mâles et les femelles

Source : MNHN, Paris

Dans le premier cas, le paramètre t a une valeur très proche de 0,8 : cette valeur étant très inférieure à 2, la différence entre les moyennes n'est pas significative.

Dans les deux autres cas, la valeur du paramètre t est respectivement très voisine de 13 et de 15. Ces valeurs étant très supérieures à 2,6, la différence entre les moyennes est hautement significative.

Ainsi, les immatures sont bien, à taille égale, identiques aux femelles sous le rapport de la taille relative des pédipalpes. Ils diffèrent des mâles, à cet égard, dans les mêmes proportions que les femelles.

Il est donc manifeste qu'il n'y a de caractères sexuels secondaires que chez les mâles et que leur apparition n'est en rien progressive. Ils surgissent en une seule fois, lors de la mue adulte.

C. — LE RAPPORT NUMÉRIQUE DES SEXES.

A en juger par le nombre de femelles et de mâles capturés, on serait porté à croire que la proportion de mâles est inférieure à celle des femelles. En effet, au cours de nos chasses, nous avons capturé de nombreux adultes d'*Othoes saharae* (deux à trois cents) sur lesquels la proportion de mâles n'était que d'un quart à peine. Une telle supposition pouvait d'ailleurs paraître plausible puisque les mâles s'accouplent plusieurs fois.

En fait, l'obtention en élevage de nombreuses mues adultes a prouvé que cette façon de voir n'était pas fondée. Pendant l'été 1963, nous avons obtenu par élevage 55 adultes, sur lesquels on comptait 28 mâles et 27 femelles. Pendant l'été 1964, nous en avons obtenu 46, dont 24 femelles et 22 mâles. Il est donc manifeste que le rapport numérique des sexes est de 1/2. Si les captures de mâles sont relativement rares, c'est uniquement parce qu'ils ont une vie active très brève, de l'ordre de quelques jours.

D. — L'ACCOUPLEMENT.

Il intervient en général, tant pour le mâle que pour la femelle, dès la reprise d'activité qui suit la période de rétablissement consécutive à la mue imaginale.

1° Description de l'accouplement.

Nous l'avons observé une centaine de fois et avons pu ainsi séparer, dans le comportement des deux partenaires, ce qui est constant et significatif de ce qui est accidentel ou contingent. Le processus que nous allons décrire ressort uniquement de coïts typiques, ceux qui paraissaient se dérouler de façon anormale du fait des circonstances artificielles de la rencontre n'ayant pas été retenus (1). On peut y distinguer trois phases.

(1) Cette étude est illustrée par un Film en couleurs accompagné d'un commentaire sonore (procédé optique), d'une durée de cinq minutes. Ce film est déposé au Service des Archives Originales du C.N.R.S. sous le numéro 406.

Source : MNHN, Paris

a) L'ASSAUT.

C'est le seul terme qui convienne pour désigner la façon dont le mâle aborde la femelle. La recherche du partenaire lui incombe entièrement, et il manifeste dans son comportement une excitabilité et une vivacité exacerbées. Quand on le met, dans une enceinte assez vaste, en présence d'une femelle, il l'assaille dès qu'il perçoit sa présence avec une audace et une promptitude extrêmes, et s'en empare avec une brutalité exempte de tous égards, en la saisissant dans ses chélicères et en l'enveloppant de ses pédipalpes longs et robustes. L'impétuosité de sa charge lui assure immanquablement l'avantage, la femelle étant presque toujours surprise par cette violence. Nous n'avons jamais observé les préliminaires (attouchements des pédipalpes) que rapportent P. AMITAI, G. LEVY et A. SHULOV (1962) chez *Galeodes sulfuripes* Roewer, si ce n'est dans des circonstances où le comportement des deux partenaires, inquiets, voire affolés, était faussé par les conditions de l'expérience. Dans ce cas l'affrontement du mâle et de la femelle évoquait tout à fait celui qu'on peut observer lors d'un combat.

Malgré l'absence totale de préliminaires, la femelle d'*Othoes saharae* n'en réagit pas moins de la même façon que celle de *Galeodes sulfuripes* ou celle de *Galeodes caspius* (HEYMONS, 1901 b). Elle répond à l'assaut du mâle en se figeant instantanément dans une posture caractéristique : le prosoma rejeté en arrière de manière à faire avec l'abdomen un angle proche de 90°, et tous les appendices recroquevillés sous le corps (voir pl. V, fig. 1 et 2).

Cette réaction est un réflexe déclenché par la violence de l'agression du mâle. Si cette agression n'est pas menée avec assez de vigueur ou manque de conviction (cas d'un mâle hors de condition), le réflexe ne joue pas ou joue mal et la femelle se défend contre le mâle. Par contre, quand le réflexe a été dûment provoqué, la femelle conserve une immobilité totale, se soumettant entièrement au mâle.

b) LA MISE EN PLACE DE LA FEMELLE.

Dès que la femelle s'est soumise, le mâle se préoccupe de lui faire adopter la posture adéquate. Il peut y parvenir plus ou moins vite, plus ou moins aisément; aussi cette phase peut-elle être aussi bien très brève (dix à vingt secondes) qu'assez longue (une à deux minutes) et elle peut présenter diverses variantes.

Parfois, le mâle commence par saisir la femelle dans ses chélicères par le milieu du corps, la soulever en dressant ses pinces vers le ciel et la transporter ainsi de-ci, de-là (mais jamais bien loin), non sans, de temps à autre, la cogner brutalement contre le sol. Ces violences n'ont pas d'autre effet que de confirmer la femelle dans sa soumission si tant est qu'elle fasse mine de s'en départir. Cet épisode du transport de la femelle n'est nullement constant et nous ne l'avons observé qu'une fois sur trois environ.

Après cet intermède (quand il a lieu), le mâle dépose la femelle à terre de telle sorte que son prosoma repose sur le sol par la face ventrale, et entreprend de redresser verticalement l'abdomen, puis de le rabattre sur le prosoma de la femelle. A cet effet, il le saisit entre ses chélicères et déplace sa prise d'un bord à l'autre et d'arrière en avant jusqu'à ce qu'il soit parvenu à ses fins (voir pl. V, fig. 2). Ces simulacres de morsures ne doivent pas être interprétés comme des attouchements voluptueux destinés

Source : MNHN, Paris

à engourdir la femelle, et qui ne seraient d'ailleurs nullement nécessaires. Il ne s'agit pour le mâle que de disposer la femelle pour la fécondation, et de rechercher l'orifice génital; si la femelle tend à abandonner son attitude consentante, de brutales secousses suffisent à l'y ramener. Il faut noter d'ailleurs que le mâle peut faire montre à cette occasion d'une assurance et d'une promptitude plus ou moins grandes selon qu'il se trouve ou non dans la courte période où son instinct sexuel est le plus sûr et le plus efficace. C'est quand il se trouve en dehors de cette période qu'il lui arrive de passer plusieurs minutes à pétrir maladroitement de ses chélicères l'abdomen de la femelle.

Quand il a donné à la femelle la posture appropriée, le mâle, pour l'y maintenir, l'*encadre* latéralement avec ses pédipalpes qu'il recourbe de manière à entrelacer leurs sections terminales avec les appendices antérieurs repliés de la femelle; avec ses deux paires de pattes antérieures, il maintient sa partenaire au niveau des appendices postérieurs. Les deux protagonistes se trouvent ainsi unis l'un à l'autre dans une attitude très caractéristique, qui s'observe de façon constante, et qui n'a été signalée ni par HEYMONS, ni par AMITAI, LÉVY et SHULOV. Cette attitude est représentée fig. 24.

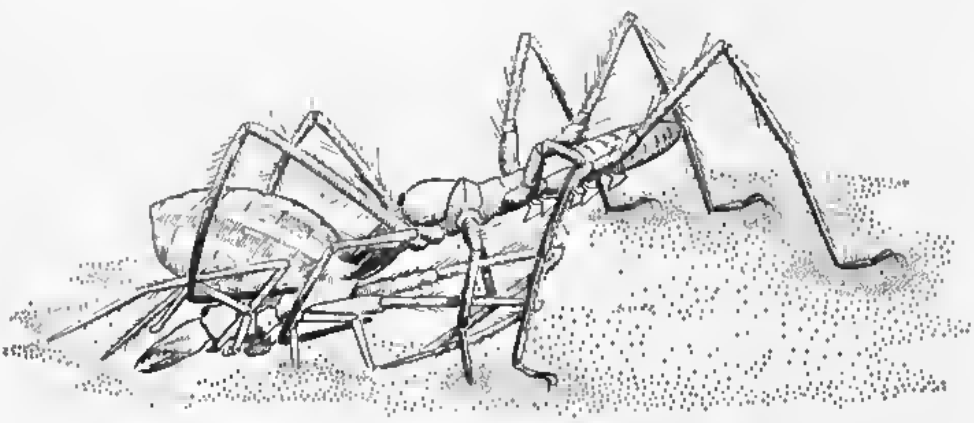


FIG. 24. — Dessin semi-schématique représentant la posture d'accouplement chez *Othoes saharae* et la façon dont le mâle maintient la femelle au moyen de ses pédipalpes et des pattes de la première paire, qu'il enchevêtre avec les appendices de la femelle.

c) L'INSÉMINATION.

Une fois que la femelle est solidement maintenue en place et qu'il a reconnu la fente génitale, le mâle cambre son corps, l'abdomen plaqué au sol, contracte ses vésicules séminales et éjacule une masse spermatique de 3 à 4 mm de diamètre, constituée d'une centaine de grains spermatiques agglomérés par un mucus. Aussitôt, sans cesser de maintenir étroitement la femelle, il recule un peu, ramasse avec ses chélicères la masse spermatique (voir pl. V, fig. 3) et la dépose près de l'orifice génital de la femelle (voir pl. VI, fig. 1). Il fait alors pénétrer le sperme dans la chambre génitale au moyen d'un rapide mouvement de va-et-vient des doigts fixes des

Source : MNHN, Paris

chélicères qui s'y engagent largement, cependant que les doigts mobiles, inertes, forment avec eux un angle droit (voir pl. VI, fig. 2 et 3). Quand tout le sperme a disparu dans la chambre génitale, le mâle saisit dans l'une ou l'autre de ses pinces une lèvre de la vulve et, avec le doigt fixe de l'autre, qu'il enfonce profondément dans les voies génitales femelles, il semble tasser les grains spermatiques dans les réceptacles séminaux (et c'est probablement ce qui se passe.. Au bout de dix ou vingt secondes, la femelle commence généralement à se débattre. Le mâle cesse alors son jeu et saisit la femelle dans ses deux chélicères au niveau des coxa des dernières pattes, de manière à la maintenir pendant qu'il dégage ses pédipalpes et se prépare à rompre le contact. Pendant quelque dix secondes, il maintient ainsi la femelle en respect, les pédipalpes frémissants; puis, brusquement, il la lâche, s'esquive d'un bond, et s'enfuit. De son côté, la femelle en général, se remet assez vite sur pied, laisse retomber son abdomen et prend le large à son tour. Mais parfois elle reste étendue un certain temps en conservant son attitude de soumission, les appendices repliés et frémissants, demeurant en proie à sa paralysie plusieurs dizaines de secondes après que le mâle l'ait abandonnée.

2° Remarques et discussion.

En ce qui concerne le mâle, il faut noter que pendant sa courte vie, il est exclusivement préoccupé par la recherche des femelles et l'accouplement. En particulier l'instinct de chasse et de nutrition paraît aboli : il est impossible de lui faire accepter une proie et, d'une maigreur extrême, c'est de faim qu'il finit par mourir après avoir rempli sa fonction.

Il manifeste une hyperesthésie caractérisée, une excitabilité qui confine à l'hystérie. Il réagit à tout stimulus avec une extrême vivacité, possède des réflexes particulièrement prompts et une vélocité remarquable.

Il commence à mener sa vie d'adulte, c'est-à-dire à rechercher l'occasion de s'accoupler, 3 à 4 jours après que les grains spermatiques formés dans les testicules soient passés dans les canaux et vésicules déférents (pendant ces quelques jours, ces organes se distendent jusqu'à occuper une bonne partie de l'abdomen). A partir de ce moment, il sera, durant deux ou trois jours, en excellente condition pour mener à bien sa tâche de géniteur. C'est pendant cette courte période qu'il manifeste le plus d'assurance et d'efficacité lors de l'accouplement : il soumet les femelles sans coup férir, les temps morts sont très réduits, les péripéties (transport, « pétrissage ») brèves, et tout l'accouplement peut se dérouler en trente secondes.

Passé ce délai, l'instinct du mâle devient moins sûr, son comportement devient hésitant, la phase de mise en place de la femelle s'allonge démesurément, le mâle lui pétrissant longuement l'abdomen de ses délicères en paraissant avoir perdu de vue le but à atteindre. Il arrive même qu'il l'abandonne sans avoir réalisé l'insémination ou qu'il s'avère incapable de la maintenir dans son état de consentement si bien qu'elle lui échappe ou même se retourne contre lui. Il arrive aussi qu'à force de morsures il finisse par la blesser, et dans ce cas, l'instinct sexuel disparaît au profit de l'instinct de nutrition et il en vient à la dévorer en partie.

Mais pendant les deux ou trois jours où le mâle se trouve en pleine possession de sa puissance génésique, de tels accidents ne se produisent

Source : MNHN, Paris

jamais. Il peut s'accoupler sept ou huit fois en l'espace d'une dizaine d'heures sans rien perdre de son efficacité. Nous avons eu en élevage un mâle qui, pendant les trois jours qui suivirent sa reprise d'activité, s'est accouplé treize fois. Cependant, seuls les cinq ou six premiers coïts furent accompagnés de l'émission d'une quantité normale de sperme; par la suite, l'importance de la masse spermatique diminua rapidement, jusqu'à ce que celle-ci se trouve réduite à deux ou trois grains spermatiques. Dans ces conditions, le mâle n'en mena pas moins l'accouplement à son terme normal avec une parfaite assurance. Lors des deux derniers accouplements, les réserves de semence du mâle étaient totalement épuisées; les deux fois, il essaya à trois reprises d'éjaculer, cambrant son corps au maximum et contractant longuement son abdomen, puis cherchant vainement sous lui le sperme absent. Après sa troisième tentative, il poursuit l'accouplement de façon fictive en mimant l'introduction du sperme dans la chambre génitale, effectuant son manège habituel comme si de rien n'était.

En ce qui concerne la femelle, elle est également prête à l'accouplement dès sa reprise d'activité après la mue adulte. Depuis cet instant jusqu'au complet développement des ovaires, soit pendant une quinzaine de jours, elle manifeste une égale réceptivité aux entreprises du mâle, se soumettant instantanément même si elle a déjà été inséminée plusieurs fois le jour même ou les jours précédents (cependant il faut noter qu'une femelle sera plus réceptive si elle est repue que si elle est affamée). Mais une fois les ovules fécondés et les œufs passés dans l'utérus, son réflexe de soumission disparaît.

Ce réflexe de soumission est très caractéristique et ne peut être comparé à aucun comportement observable chez les jeunes immatures. Il arrive fréquemment qu'une Galéode maîtrisée par un adversaire (une autre Galéode par exemple) cesse toute résistance et se laisse mettre à mort ou dévorer sans plus réagir. Mais il semble qu'il s'agisse là d'un simple renoncement à la suite d'une défaite consommée. Dans le cas de la femelle se soumettant au mâle, il faut considérer d'une part la soudaineté de l'immobilisation, d'autre part la posture toute particulière qui est adoptée, et qui se caractérise surtout par le reploiement total de tous les appendices sous le corps, à la façon des Arthropodes simulant la mort. Aussi voyons-nous dans cette réaction un cas d'« immobilisation réflexe » par catalepsie comme on en connaît tant chez presque tous les Arthropodes terrestres (RABAUD, 1919).

Il est manifeste que le déclenchement du réflexe résulte beaucoup plus d'une prédisposition interne de la femelle que de *stimuli* particuliers dont le mâle serait responsable. Nous l'avons dit, la femelle se fige dans son attitude de soumission à l'instant même où elle subit l'assaut du mâle, assaut dont la brutalité ne laisse aucune place à des caresses érotiques. Il semble que ce soit essentiellement la préhension dans les chélicères du mâle et l'enveloppement par ses pédipalpes qui constituent le *stimulus*, lequel serait donc très grossier. D'ailleurs, on peut facilement provoquer l'immobilisation de la femelle en la saisissant avec des pinces par le milieu du corps, en la brutalisant avec un objet contondant ou en lui pressant l'abdomen (voir pl. V, fig. 1). La femelle peut même, après ce traitement, conserver la posture de soumission plusieurs minutes en l'absence de tout

Source : MNHN, Paris

stimulus. Le système nerveux joue certainement un rôle important dans cette immobilisation. La persistance de celle-ci en l'absence du mâle, les frémissements convulsifs des appendices recroquevillés, la respiration haletante, donnent à penser qu'il s'agit d'une sorte d'extase d'ordre émotif.

3° Expériences.

Nous avons voulu nous assurer s'il y avait, préalablement à l'accouplement, une reconnaissance mutuelle des sexes, surtout de la part du mâle. Pour cela nous avons d'une part essayé de déceler le rôle éventuel de divers organes des sens, d'autre part nous avons proposé au mâle des partenaires non adultes.

Nous rappelons que dans la grande majorité des cas, il n'y a quasiment pas de préliminaires : il est bien difficile dans ces conditions d'attribuer un rôle particulier, tactile ou olfactif, à tel ou tel organe. A vrai dire l'impression domine que le mâle n'a aucun souci de reconnaître son partenaire en tant que tel avant de s'en emparer (mais on peut admettre que la reconnaissance a lieu après la rencontre).

a) Détection olfactive.

Dans une première expérience, nous avons cherché à mettre en évidence un éventuel repérage olfactif à courte distance de la femelle par le mâle. Pour cela, nous avons réalisé avec des boîtes en plexiglass un dispositif permettant de maintenir les deux partenaires à quelques centimètres l'un de l'autre. Au début de l'expérience, les deux animaux sont séparés par une cloison transparente percée de trous de 2 à 3 mm de diamètre. Par la suite, cette cloison est enlevée et rien ne sépare plus les protagonistes, que quelques centimètres de sable. Or, même dans ces conditions, le mâle ne paraît nullement troublé par le proche voisinage de la femelle. Il s'installe sans aucune émotion sur sa part de territoire et peut ignorer la femelle pendant plus d'une heure. C'est seulement au cas où celle-ci se manifeste par une certaine activité qu'il bondit et s'en empare. Cette expérience répétée avec plusieurs couples a toujours donné de tels résultats. Il semble donc bien que l'olfaction ne joue aucun rôle dans la découverte de la femelle par le mâle.

b) Reconnaissance tactile.

Dans une autre série d'expériences, nous avons éliminé successivement les organes des sens qui paraissent les plus susceptibles de jouer un rôle dans la reconnaissance des sexes.

— Nous avons tout d'abord éliminé les éléments sensoriels des pédipalpes, ces appendices nous paraissant à première vue particulièrement suspects.

• *En premier lieu*, nous avons rasé de très près toutes les soies, tous les poils, que portent en grand nombre les pédipalpes du mâle. Ce traitement n'a aucunement altéré son comportement (ni celui de la femelle) au cours de plusieurs accouplements successifs.

Source : MNHN, Paris

• *En second lieu,* nous avons non seulement rasé les phanères des pédipalpes, mais encore collodionné les tarses de ces appendices, afin d'éliminer les « organes en bouchon de champagne » dont ils sont pourvus. Là encore, le comportement des deux partenaires ne fut nullement perturbé et plusieurs accouplements se déroulèrent normalement.

• *Enfin,* nous avons renouvelé l'expérience de HEYMONS, c'est-à-dire amputé un mâle de ses pédipalpes au niveau de l'articulation tibia-basitarse. Dans ces conditions, nous n'avons pu obtenir de lui aucune tentative d'accouplement, l'animal étant totalement désemparé par cette mutilation, ce qui ne saurait surprendre, surtout si l'on considère que les pédipalpes jouent effectivement un rôle lors de l'accouplement, mais *dans la contention* de la femelle.

— Nous avons ensuite pratiqué l'ablation des raquettes coxales du mâle, par cautérisation du pédicelle. Le déroulement du coït n'en fut modifié en rien.

— Nous avons enfin sectionné à leur base les flagelles du mâle. Cette fois encore, comme on pouvait s'y attendre, son comportement sexuel ne fut pas affecté.

Il ressort de l'ensemble de ces observations et expériences que le mâle ne se soucierait pas, et serait d'ailleurs incapable, de reconnaître lors de l'accouplement le sexe et la maturité de son partenaire. Il restait à en faire la preuve en obtenant l'accouplement d'un mâle avec un partenaire quelconque. C'est ce que nous avons fait.

c) COMPORTEMENT DU MALE FACE A UN IMMATURE.

Dans une troisième série d'expériences, nous avons proposé comme partenaire à un mâle un individu de taille comparable à la sienne, mais n'ayant pas atteint l'âge adulte et par conséquent totalement immature et au sexe indiscernable.

Le mâle assaille la jeune Galéode et s'en empare exactement comme s'il s'agissait d'une femelle. Sous la brutalité de l'assaut, la victime renonce à se défendre et reste à peu près inerte, mais sans se comporter en aucune manière comme le ferait une femelle (adoption de la posture de soumission). Le mâle se met alors en devoir de faire adopter au jeune la posture d'accouplement. Mais pour ce faire, il relâche son étreinte et son partenaire en profite pour lui échapper et s'enfuir.

Afin de favoriser l'accomplissement intégral de cette « union contre nature », nous avons légèrement anesthésié le Solifuge impubère en le soumettant au froid quelques minutes. Dans ces conditions, sa vitalité réduite ne lui permet pas de se débattre avec assez de vigueur pour échapper au mâle. Celui-ci lui impose alors la posture d'accouplement, l'enlace avec ses pédipalpes, éjacule et entreprend l'introduction du sperme. Bien entendu, la fente génitale n'existant pas, il se heurte à une impossibilité. Il s'acharne cependant durant plusieurs minutes, dispersant le sperme sur tout l'abdomen du jeune au cours de ses vains efforts. En fin de compte, manifestement désorienté, il abandonne son partenaire, mais on n'observe pas la phase finale de l'accouplement normal, lors de laquelle le mâle maintient la femelle avant de fuir, en faisant frémir ses pédipalpes.

Source : MNHN, Paris

Cette expérience, plusieurs fois réalisée avec succès, nous paraît décisive et nous pensons qu'il n'y a pas, à l'occasion de l'accouplement, reconnaissance de la femelle par le mâle. L'accouplement ne peut toutefois avoir lieu qu'entre adultes, puisque seule la femelle adulte est douée d'un réflexe de soumission au mâle.

Il reste évidemment la possibilité d'une reconnaissance du mâle par la femelle. Nous pensons qu'il y a plus simplement chez celle-ci une réaction particulière répondant à l'agression du mâle; ce qui est corroboré par le fait que la posture de soumission est aisément induite artificiellement.

E. — DEVENIR DES ADULTES.

Ils ne se reproduisent qu'une fois et ne survivent pas à la reproduction. Le mâle a une vie adulte particulièrement brève : pendant deux ou trois nuits après la reprise d'activité consécutive à la mue adulte, il recherche des femelles et s'accouple probablement cinq ou six fois, quelquefois davantage peut-être; en tout cas, il épuise quasiment ses réserves spermatiques, car presque tous les mâles que nous avons capturés n'avaient plus guère de sperme dans leurs vésicules séminales. Puis il ne tarde pas à mourir d'épuisement et d'inanition, car il ne se nourrit pas.

Quant à la femelle, après s'être accouplée (et il est à peu près certain qu'elle s'accouple plusieurs fois), elle se nourrit avec une grande avidité jusqu'à atteindre sa réplétion maxima. Puis elle s'enterre et au bout de dix à quinze jours de retraite elle pond, selon sa taille, entre 40 et 110 œufs qui éclosent aussitôt pour donner les larves. La phase larvaire dure une quinzaine de jours pendant lesquels, en règle générale, la femelle amaigrie et affaiblie reste en permanence auprès de sa progéniture, sans toutefois lui apporter aucun soin. Il nous est arrivé pourtant de trouver une femelle avec ses jeunes dans un terrier pourvu de deux cheminées de sortie. La femelle avait donc quitté deux fois le logis et y était revenue; sans doute ne s'était-elle guère éloignée et en tout cas, à en juger par sa maigreur, n'avait pas capturé de proie.

Après la mue larvaire, les jeunes larves ne quittent pas aussitôt leur abri. Elles y restent, avec la mère, menant une vie grégaire dans un grouillement inextricable jusqu'à ce que leurs téguments soient suffisamment formés. Nous en avons plusieurs fois conservé ainsi dans une enceinte très étroite pendant quinze jours et plus. Nous n'en avons jamais vu s'entredévorer, ni même se combattre ou s'affronter, même si le nombre des individus en présence était réduit jusqu'à deux.

Enfin, les jeunes se dispersent. La femelle épuisée mène encore quelque temps une existence languissante, ne se nourrissant plus ou très peu, et meurt assez rapidement. Nous avons plusieurs fois essayé de conserver au laboratoire des femelles venant de se reproduire. Même quand nous avons pu leur faire prendre quelque nourriture, il ne nous a pas été possible de les conserver en vie plus de deux mois après la ponte.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES

Dans cette seconde partie, nous étudierons du point de vue histologique l'aspect habituel des différents organes ou tissus ainsi que les variations qu'ils présentent au cours du cycle d'intermue et qui traduisent, soit des remaniements, soit une activité cyclique sécrétrice ou excrétrice.

Pour cela, nous avons procédé à de très nombreuses fixations (au Bouin, au Helly, au Zenker, au Carnoy) réparties tout au long du cycle d'intermue. Les aspects « normaux » sont évidemment obtenus pendant la *période d'activité;* les périodes d'*engourdissement* et de *paralysie,* pendant lesquelles se produisent les bouleversements organiques, ont fait l'objet de fixations particulièrement nombreuses (350 environ) pratiquées pour le moins de jour en jour.

Nous nous référerons toujours à un cycle d'intermue se déroulant dans les meilleures conditions, l'animal étant nourri à satiété et élevé à une température constante de 40 °C. Ce cycle idéal est représenté schématiquement fig. 25 par un cercle dont les 360° correspondent aux 40 jours de la durée du cycle (un jour est donc représenté par un arc de cercle de 9°).

Source : MNHN, Paris

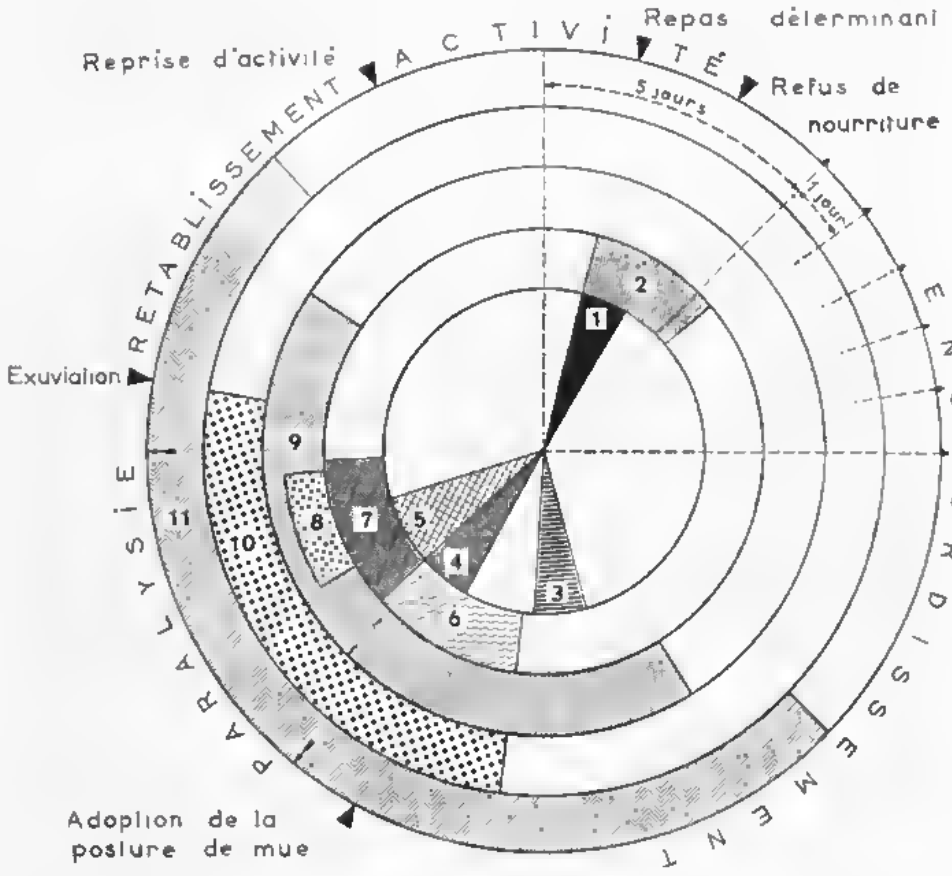


FIG. 25. — Représentation schématique du cycle d'intermue — divisé en quatre périodes correspondant à quatre états physiologiques distincts — et comportant l'indication des phénomènes organiques que l'histophysiologie permet de déceler.

1 : Neurosécrétion cérébrale;
2 : Sécrétion au niveau des gliosomes et évacuation par voie axonale;
3 : Neurosécrétion sous-œsophagienne;
4 : Activité des cellules gliales sécrétrices;
5 : Présence dans la névroglie d'un matériel glucidique;
6 : Activité des glandes neurales;
7 : Présence dans l'hypoderme d'un matériel glucidique;
8 : Activité du segment muqueux de la glande coxale;
9 : Dédifférenciation du labyrinthe de la glande coxale;
10 : Multiplication et activité sécrétrice des hématocytes cyanophiles;
11 : Dédifférenciation plus ou moins accentuée des muscles. Les deux flèches délimitent la période pendant laquelle elle est totale.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

A. — CONFIGURATION DES CENTRES NERVEUX.

1° Aspect général.

La plus grande partie des neuromères de la chaîne ventrale est concentrée au niveau du propeltidium en une volumineuse masse sous-œsophagienne intimement accolée au cerveau. Elle comprend les dix paires de ganglions issus de la première série d'invaginations ectodermiques (voir Première Partie, chapitre II). Les quatre paires de ganglions issus de la deuxième série d'invaginations se développent très peu et donnent, en fusionnant, le nodule ganglionnaire abdominal situé au niveau du segment génital. Cette disposition rapproche les Solifuges des Uropyges, qui possèdent eux aussi un nodule ganglionnaire abdominal représentant cinq neuromères chez les Holopeltides et huit chez les Schizopeltides.

Une particularité remarquable, et non encore signalée, du système nerveux des Solifuges, est d'être entièrement inclus dans l'appareil circulatoire. Celui-ci, très rudimentaire, consiste uniquement en un cœur musculeux et métamérisé prolongé vers l'arrière par une artère caudale, vers l'avant par l'aorte. Celle-ci aborde la masse nerveuse au niveau de la face postérieure du cerveau, juste au-dessus de l'orifice du tunnel œsophagien. Sa paroi, alors, se réfléchit aussi bien dorsalement et ventralement que latéralement à la surface de la masse nerveuse, de manière à l'envelopper tout entière. La paroi aortique forme ainsi à son extrémité antérieure une véritable capsule périneurale qui se prolonge même au niveau des nerfs en les engainant.

Cette capsule possède, suivant les régions, la structure du cœur ou celle de l'aorte : on y distingue toujours deux parois conjonctives plus ou moins accolées, entre lesquelles peuvent exister (c'est le cas dans la région antérieure de la masse nerveuse) de fines fibres musculaires; par contre, au niveau de la partie postérieure de la masse sous-œsophagienne ainsi que des nerfs, on n'observe plus aucune fibre musculaire, mais seulement des noyaux allongés. Cette capsule paraît nettement indépendante du tissu nerveux et ne se confond en aucune façon avec le neurilemme. Celui-ci, sous-jacent à la capsule, se distingue très bien. Il consiste en une couche de cellules gliales épithéliales, tapissée extérieurement d'une fine membrane conjonctive (*lamella neuralis*) (voir pl. VIII, fig. 1).

Entre ce neurilemme et la capsule aortique existe un espace sanguin périneural plus ou moins marqué sur coupe selon qu'il se trouvait plus ou moins distendu lors de la fixation, mais toujours manifeste, au moins par endroits. Dans cet espace sanguin circulent de nombreux hématocytes.

Source : MNHN, Paris

Il est vraisemblable que cette disposition mutuelle des systèmes nerveux et circulatoire permet une meilleure nutrition des tissus nerveux, le sang à leur contact étant directement renouvelé par les pulsations cardiaques.

Cette disposition (qui, rappelons-le, se rencontre également chez les Xiphosures) s'oppose à celle qu'on observe chez les Arachnides à appareil circulatoire bien développé (Scorpions, Uropyges, Amblypyges, Aranéides à respiration pulmonaire), chez lesquels l'irrigation du système nerveux est assurée par des artérioles métamériques qui le traversent entièrement.

2° Le cerveau.

Bien que l'architectonique cérébrale soit relativement simple chez les Solifuges, il nous est impossible d'attribuer à chaque région du cerveau un territoire embryonnaire d'origine, si ce n'est en ce qui concerne le *corps central* et la *medulla visuelle* manifestement issus, le premier du lobe occipital impair, la seconde du ganglion optique.

Comme on peut le constater sur la figure 1 de la planche XI le *corps central* occupe une position postéro-dorsale, la *medulla visuelle* est dorsale et les *corpora pedunculata* ont une position frontale. Le tritocerebron latéro-œsophagien est volumineux. Le pont stomodéal, seul vestige du système nerveux stomato-gastrique, est bien développé.

3° La masse sous-œsophagienne.

Seules y sont reconnaissables les cinq paires de ganglions correspondant aux pédipalpes et aux pattes locomotrices, du fait qu'ils constituent des masses neuropilaires importantes et bien distinctes, séparées de surcroît par des trachées métamériques. Les derniers neuromères sont représentés, à la base de la *cauda equina*, par une importante et confuse zone ganglionnaire dans laquelle il est impossible de distinguer des subdivisions. L'abondance de cellules neurosécrétrices qu'on y observe à un certain moment du cycle d'intermue trahit sa nature composite.

B. — LES GLANDES NEURALES.

Nous désignons sous ce terme quatre formations caractéristiques qui, bien que très discrètes la plupart du temps, attirent l'attention quand on étudie le cerveau sur coupes histologiques. Nous les avons trouvées, toujours en nombre égal et pareillement situées, chez trois Galéodidés (*Othoes saharae*, *Galeodibus olivieri* et *Galeodes barbarus*) et chez un Rhagodidé (*Rhagodella semiflava* Purock). Il semble donc bien que l'existence de ces organes soit générale chez les Solifuges.

Chez *Othoes saharae*, nous avons pu constater qu'elles s'observent pendant tout le cours de la vie de l'animal, depuis le stade larvaire jusqu'au stade adulte. Il en existe une paire dans chaque hémisphère cérébral, au niveau des *globuli* des *corpora pedunculata*. Les deux glandes de chaque paire sont situées l'une au-dessus de l'autre, dans l'étroit espace qui existe entre le neurilemme et les *globuli*. Elles sont rigoureusement intracérébrales et rien ne les isole du territoire nerveux environnant dont elles font partie intégrante (voir pl. XI, fig. 2). Elles ne sont pas innervées.

Source : MNHN, Paris

1° **Description.**

Ces formations offrent un aspect très différent selon le moment du cycle d'intermue où on les considère, c'est-à-dire selon qu'elles sont au repos ou en activité, et nous allons voir qu'on ne peut les interpréter sans avoir surpris et étudié ces deux aspects.

a) Chez l'animal actif.

Pendant une longue période du cycle d'intermue qui débute quelques jours après l'*exuviation* et se termine peu avant l'*adoption de la posture de mue*, les glandes neurales offrent un aspect atrophié, contracté, qui rend leur interprétation des plus difficiles (voir pl. VIII, fig. 3 et 4). Elles se présentent sous forme de follicules sphériques ou lenticulaires, de faible diamètre (une quarantaine de μ), écrasés par les *globuli* des *corpora pedunculata* dont ils se distinguent mal. Chacun d'eux est constitué d'une ou deux assises de cellules qui ne sont pas des neurones et qui limitent une petite cavité centrale. L'écorce cellulaire paraît la plupart du temps ininterrompue et il est impossible d'affirmer l'existence d'un orifice ou d'une relation quelconque avec les tissus ou organes environnants. Cependant, l'absence de toute innervation est certaine. Les cellules sont courtes et d'aspect épithélial, le cytoplasme peu abondant, et les noyaux à chromatine dense sont serrés les uns contre les autres et ne se distinguent guère de ceux des *globuli* voisins, si ce n'est par leur forme généralement allongée. Quant à la cavité centrale, sa plus grande partie est toujours occupée par une formation caractéristique qui se présente comme une masse globuleuse à texture feuilletée, évoquant plusieurs feuilles concentriques, froissées en boule. Cette formation est permanente, sa présence n'est nullement fonction de l'état physiologique de l'animal. Elle rappelle les « formations centrales » constituées de lamelles imbriquées qu'on trouve à l'intérieur des *corpora allata* des Phasmes et des Psoques (Cazal, 1948). Elle rappelle aussi le « corps réfringent » à structure en bulbe d'oignon qui a été décrit dans les *organes infracérébraux* des Péripates par F. M. Balfour (1883) et W. J. Dakin (1922), en particulier. Inexistante chez les jeunes larves, elle prend de plus en plus d'importance à mesure que l'animal grandit. Aussi pensons-nous que les feuillets concentriques de cette formation représentent des exuvies successives qui s'accumuleraient dans la cavité centrale à l'occasion des mues. La « formation centrale » ainsi constituée prend d'ailleurs les colorants de la même façon que les téguments, quelle que soit la coloration utilisée. Nous avons aussi fréquemment observé sur coupes histologiques, peu avant l'exuviation, des images que nous interprétons comme le rejet d'une fine formation tégumentaire. Ces images montrent au centre de la cavité une masse globuleuse et écailleuse dense environnée par une membrane ténue qui paraît se détacher des cellules pour venir s'ajouter à la formation centrale (voir pl. VIII, fig. 2). De tels aspects ne s'observent qu'aux alentours de l'exuviation. De plus, nous verrons plus loin que l'origine embryonnaire des glandes rend cette interprétation très plausible.

Pendant la partie du cycle d'intermue qui nous occupe, ces organes paraissent donc des plus énigmatiques, et ne donnent pas l'impression d'être fonctionnels.

Source : MNHN, Paris

b) Chez l'animal en mue.

Pendant l'autre partie du cycle, qui commence deux ou trois jours avant l'*adoption de la posture de mue* et se termine deux ou trois jours après l'*exuviation*, les glandes neurales offrent un aspect tout à fait différent.

Tout d'abord, leur taille devient beaucoup plus grande : si leur diamètre perpendiculaire au neurilemme ne peut guère dépasser 40 µ. du fait de la présence des *globuli*, par contre leurs diamètres parallèles au neurilemme atteignent 80 à 100 µ. Cet accroissement de taille est dû à deux faits :

— D'une part au déclenchement d'une importante activité mitotique. Des fixations pratiquées au cours de la période de paralysie et dans les deux jours qui la précèdent permettent presque toujours de remarquer quelques mitoses dans chacun des quatre organes. Ce renouvellement cellulaire doit d'ailleurs s'accompagner de la dégénérescence d'un certain nombre de cellules, sans quoi les glandes neurales en arriveraient chez les animaux âgés, à occuper un volume bien supérieur à celui qu'elles atteignent.

— D'autre part et surtout à des dimensions cellulaires beaucoup plus grandes. Les cellules s'allongent considérablement, leurs pôles internes très effilés convergeant vers la cavité centrale, les noyaux formant une couronne externe sur deux ou trois rangs. Les membranes de ces nombreuses cellules effilées disposées en étoile donnent à l'organe un aspect radiaire finement strié qui est caractéristique (voir pl. VIII, fig. 5 et 6).

Par ailleurs, alors que précédemment les organes paraissaient fermés, ils montrent constamment à ce stade une ouverture plus ou moins large, mais toujours nettement marquée, tournée vers le neurilemme. L'organe peut même être ouvert au point d'avoir une forme presque hémisphérique (voir pl. VIII, fig. 5).

Enfin il apparaît que, pendant cette phase d'épanouissement, ces organes intra-cérébraux sont le siège d'une activité sécrétrice qui justifie l'appellation de glandes que nous leur avons donnée.

2° Physiologie.

Deux ou trois jours avant l'adoption de la posture de mue et au début de la période de paralysie, on observe nettement à l'intérieur des cellules (voir pl. VIII, fig. 7 et 8) l'écoulement de fins granules qui possèdent une affinité particulière, après oxydation permanganique, pour l'hématoxyline chromique de Gomori et pour la fuchsine paraldéhyde. Ce produit de sécrétion, en passant dans la cavité centrale, vient imprégner la partie périphérique de la formation exuviale qui l'occupe. Celle-ci apparaît alors circonscrite par un cerne très foncé, bleu-noir ou violet, qui s'oppose à la coloration variable et nettement plus pâle du centre.

Le produit sécrété, qu'il y ait ou non réabsorption préalable par les cellules, est vraisemblablement rejeté à travers le neurilemme sus-jacent dans l'espace sanguin péri-neural. Nous n'en avons jamais trouvé dans le cerveau aux alentours des glandes (à ce moment du cycle d'intermue, il ne saurait se confondre avec aucun autre produit de sécrétion).

Source : MNHN, Paris

L'activité sécrétrice est très localisée dans le temps. On ne peut la surprendre que pendant trois ou quatre jours aux alentours immédiats de l'*adoption de la posture de mue*. Elle a donc certainement une signification précise.

3° Origine embryonnaire.

L'aspect des glandes neurales pendant leur période d'activité évoque immédiatement des structures que nous avons eu l'occasion de décrire plus haut : il s'agit des *organes ventraux* qui président à la formation des ganglions nerveux. Tout suggère un rapprochement entre les deux types de formations : la situation tout d'abord, en bordure de la massse nerveuse, à l'extérieur des centres ganglionnaires; ensuite la forme, celle d'un follicule subsphérique, voire hémisphérique, pourvu d'une large ouverture vers l'extérieur du système nerveux; puis encore, cet aspect caractéristique de fine striation radiaire; et enfin l'abondance des mitoses.

C'est d'ailleurs un fait, si on suit le devenir du cerveau sur des larves fixées de 24 h en 24 h, que les organes ventraux des ganglions optiques et préchélicériens restent toujours discernables. A la fin du stade larvaire, on reconnaît très bien en eux des glandes neurales avec leur cavité et, à l'intérieur de celle-ci, la première exuvie rejetée.

Ainsi, les organes ventraux de deux paires de ganglions cérébraux survivent à l'organogenèse. Les dernières cellules qui naissent à leur niveau ne migrent pas dans les centres nerveux pour s'y transformer en neurones. Elles restent groupées autour de la cavité d'invagination, conservent leur caractère hypodermique (au point même d'élaborer un tégument et de muer) et acquièrent une fonction sécrétrice, donnant ainsi naissance à une glande (1).

Etant donné la nature hypodermique (présence d'un tégument) des cellules de ces organes, on peut envisager l'hypothèse selon laquelle les changements que présentent les glandes neurales au cours du cycle d'intermue, relèveraient de la même explication que ceux qu'offre à un moment donné l'ensemble de l'hypoderme et dont nous parlerons plus loin (chapitre IV). Nous pensons que cette interprétation est à rejeter car le « réveil » des glandes neurales n'est pas concomitant de celui de l'hypoderme, mais nettement plus précoce (voir fig. 25). De plus, le taux des mitoses est beaucoup plus élevé dans celles-ci que dans celui-là. Enfin, le produit sécrété par les glandes neurales se présente sous un aspect très différent de celui qu'on trouve dans l'hypoderme peu avant l'exuviation, et qui d'ailleurs, ne se colore pas par la fuchsine paraldéhyde après oxydation.

4° Homologies.

Les glandes neurales d'*Othoes saharae* doivent être homologuées à toutes les structures provenant de l'évolution des *organes ventraux* dans les groupes chez lesquels ces derniers (ou certains d'entre eux) persistent après l'élaboration complète du système nerveux.

---

(1) La différenciation en cellules purement glandulaires d'éléments provenant du territoire nerveux embryonnaire se rencontre par ailleurs dans le règne animal. On peut évoquer à ce propos la dualité neuro-endocrine du système nerveux sympathique des Vertébrés, dont les *cellules phaeochromes* sont à l'origine de la médullo-surrénale.

Source : MNHN, Paris

a) Pycnogonides.

Chez ces Arthropodes (V. Dogiel, 1913; S. Sanchez, 1959), tous les organes ventraux continuent à s'observer sur les différents stades larvaires, tout au long de la métamorphose, comme des formations plus ou moins incorporées aux ganglions ou, au contraire, relativement indépendantes de ceux-ci. Chez *Nymphon gracile*, la paire d'organes ventraux correspondant aux ganglions chélicériens persiste même chez l'adulte. Nous rappelons qu'il en existe deux paires cérébrales, deux paires portées par le glanglion sous-œsophagien (qui est double) et une paire sur chacun des ganglions suivants. On n'a jamais décelé de « formation centrale » dans ces organes, mais il faut signaler que S. Sanchez leur attribue une fonction sécrétrice (élaboration d'un produit colorable par l'hématoxyline chromique). Les organes ventraux des Pycnogonides, initialement centres de prolifération générateurs du tissu nerveux (car il y a tout lieu de croire que l'hypothèse de Morgan et Dogiel est fondée) acquerraient donc au cours du développement, comme ceux des Solifuges, une fonction toute différente. Nous pensons qu'il serait bon, dans ce cas, d'attribuer une dénomination différente à ces organes selon qu'on les considère pendant le développement embryonnaire ou pendant le développement post-embryonnaire (« glandes neurales »), comme nous le faisons chez les Solifuges.

b) Péripates.

Chez ceux-ci une paire d'organes ventraux cérébraux (1) persiste une fois l'embryogenèse terminée et se développe même considérablement. Selon Kennel, qui en distingue deux paires, il s'agirait de la première. Selon Pflugfelder, qui en compte trois paires, il s'agirait de la seconde (2).

Ces deux organes ventraux font tout d'abord partie intégrante du cerveau qu'ils ont contribué à engendrer, puis, se développant considérablement, ils en sont rejetés et deviennent des « organes infra-cérébraux », tout en demeurant inclus dans le neurilemme. Ils se distinguent des glandes neurales des Solifuges et des Pycnogonides par le fait que leur croissance amène leur fermeture complète : tous les auteurs s'accordent à ne pas leur reconnaître d'orifice. Mais ils se rapprochent de leurs homologues des Solifuges en ce qu'ils contiennent, nous l'avons vu, une « formation centrale » feuilletée dont il est permis de penser qu'elle représente une accumulation d'exuvies. Il serait intéressant d'avoir des données histophysiologiques certaines concernant l'activité éventuelle de ces organes au cours du cycle d'intermue.

c) Opilions.

Chez ces Arachnides, C. Juberthie (1964) a décrit des « formations glandulaires » qui correspondent exactement à celles d'*Othoes saharae*. Au nombre de trois ou quatre paires cérébrales, auxquelles s'ajoutent chez

(1) Nous rappelons que les organes ventraux cérébraux sont creux et naissent d'invaginations caractérisées, alors que ceux de la chaine ventrale sont pleins et naissent de simples épaississements. Ces derniers peuvent persister pendant toute la vie de l'animal, mais à l'état de vestiges et non d'organes différenciés.

(2) Badonnel, étudiant le développement de trois espèces de Péripates caraïbes n'a pas retrouvé les « V.O. 1 » de Pflugfelder (communication personnelle).

Source : MNHN, Paris

Scotolemon lespesi et *Siro rubens*, une paire située à l'extrémité postérieure de la masse sous-œsophagienne, elles sont localisées sous le neurilemme, ont la forme de follicules, présentent une cavité occupée par une « formation centrale » et possèdent un aspect radiaire finement strié, tous caractères qui évoquent absolument les glandes neurales des Solifuges. Enfin, dans les organes neuraux des Opilions comme dans ceux d'*Othoes saharae*, on observe l'élaboration de granules colorables par la fuchsine paraldéhyde.

Sans doute la formation embryonnaire de ces organes n'a-t-elle pas été étudiée (et il serait très intéressant d'élucider l'origine des quatre paires cérébrales chez les espèces où ce nombre est atteint); néanmoins, il nous paraît permis d'homologuer sans grand risque d'erreur les glandes neurales des Solifuges et celles des Opilions.

d) Myriapodes.

Enfin, il nous a paru intéressant de rechercher d'éventuelles glandes neurales chez des représentants de l'autre groupe d'Arthropodes dont le système nerveux se forme par l'intermédiaire d'*organes ventraux*, c'est-à-dire chez les Myriapodes.

Nous avons pu ainsi constater qu'il existe une paire de glandes neurales typiques, bien développées et probablement fonctionnelles, dans le cerveau de quatre Diplopodes : *Pachybolus laminatus* Cook (Spiroboloïdea), *Peridontopyge junquai* Demange (Spirostreptoïdea), *Tachypodoïulus albipes* C. K. et *Schizophyllum rutilans* C. L. K. (Iuloidea).

Elles sont situées, comme chez les Solifuges et les Opilions, au contact des *globuli*, sous le neurilemme. Elles présentent exactement le même aspect radié et la même « formation centrale » probablement exuviale, que celles d'*Othoes saharae*. Il y a donc tout lieu d'homologuer les unes aux autres, et notre interprétation des « glandes neurales » des Solifuges se trouve définitivement établie par cette homologie.

Par contre, chez les trois Chilopodes que nous avons étudiés (*Scolopendra cingulata* Latz, *Orya barbarica* Gervais, *Lithobius forficatus* Linné), nous n'avons trouvé aucune trace de glande neurale. Ce fait souligne la différence profonde qui oppose les Chilopodes aux Diplopodes et s'accorde (si l'on considère la persistance d'*organes ventraux* sous forme de glandes neurales comme un caractère primitif) avec le point de vue, souvent adopté, selon lequel les Diplopodes seraient dans l'ensemble plus conformes à la souche myriapodienne que les Chilopodes.

C. — LA NEUROSÉCRÉTION.

On sait, depuis les travaux de Gabe (1955), Legendre (1959), Juberthie (1964), qu'il existe chez les principaux groupes d'Arachnides un complexe endocrine qu'il y a tout lieu d'homologuer aux systèmes *pars intercerebralis-corpora cardiaca* des Insectes et *Organe X-glande du sinus* des Crustacés Malacostracés (systèmes eux-mêmes comparables à la voie *hypothalamo-neuro-hypophysaire* des Vertébrés).

Cette voie neurosécrétrice des Arachnides est composée de cellules neurosécrétrices cérébrales plus ou moins groupées dont les axones aboutissent

Source : MNHN, Paris

à des organes d'accumulation eux-mêmes glandulaires. Ces derniers peuvent avoir un aspect massif et une individualité marquée (ganglions de l'OLICE des Scorpions et ganglions de SCHNEIDER des Aranéides, longtemps considérés comme des ganglions stomato-gastriques; corps parapharyngiens des Scorpions) ou être simplement représentés par des différenciations locales de la couche cellulaire du neurilemme (*plaques paraganglionnaires* des Opilions et des Acariens).

Chez un Palpigrade, des cellules neurosécrétrices cérébrales ont été signalées (C. et L. JUBERTHIE, 1964) mais les organes d'accumulation restent inconnus.

Enfin, chez tous les groupes cités, des cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes ont été découvertes, et chez les Opilions, JUBERTHIE (1964) a montré que leur produit de sécrétion se rendait aux plaques paraganglionnaires.

Chez les Solifuges par contre (comme chez les Amblypyges, les Uropyges et les Ricinules), on ne possédait jusqu'à présent aucune donnée concernant la neurosécrétion, tant cérébrale que sous-œsophagienne. Nos recherches ont établi l'existence chez *Othoes saharae* de l'une et de l'autre.

1° La voie neurosécrétrice céphalique.

Il existe trois groupes de cellules neurosécrétrices cérébrales. Les deux premiers, symétriques l'un de l'autre par rapport au plan sagittal, sont situés près de ce dernier, à la face dorsale du cerveau, au contact des cellules caryochromes du *corps central*. Le troisième groupe est impair et médian, très proche des deux autres, mais plus interne et un peu plus antérieur.

Les deux premiers groupes comprennent chacun une douzaine de cellules. Ce sont des neurones unipolaires, piriformes, de taille banale (15 à 20 µ), pourvus d'un noyau sphérique à chromatine assez dense, mesurant 8 à 10 µ de diamètre (voir pl. X, fig. 1).

Les cellules du groupe impair médian, au nombre d'une douzaine, se distinguent nettement des précédentes par leur taille plus grande (30 µ environ) et par leur noyau à chromatine très clairsemée, pourvu d'un volumineux nucléole (voir pl. X, fig. 2).

Les produits de sécrétion des deux types de cellules diffèrent dans leur aspect, sinon dans leurs affinités tinctoriales (ils se colorent tous deux, après oxydation permanganique, par l'hématoxyline chromique, la fuchsine paraldéhyde et le bleu Alcian pH 2,5) (1). Le produit élaboré par les cellules du groupe médian impair se présente sous forme d'écailles concentriques au noyau, dont la coalescence donne à la longue des mottes épaisses. Par contre, le sécrétat des cellules du groupe pair offre l'aspect d'éléments rhabdiformes qui conservent leur individualité jusqu'au moment où il quitte la cellule.

L'un et l'autre produit quittent leurs cellules d'origine par la voie des axones, lesquels décrivent une courbe à concavité aborale et dorsale pour aboutir dans une région du neurilemme située à la jonction du cerveau et de la masse sous-œsophagienne. A cet endroit, de part et d'autre de l'œsophage,

(1) Toutefois, nous avons surtout utilisé la coloration de GOMORI, car à ce moment du cycle d'intermue, le système nerveux est constellé d'amas de gliosomes (voir plus loin, D, 1) qui prennent fortement la fuchsine paraldéhyde et gênent l'observation du produit de neurosécrétion.

Source : MNHN, Paris

un repli du neurilemme s'insère dans le tissu glial qui occupe cette région de la masse nerveuse. Le produit provenant des cellules neurosécrétrices s'accumule entre les cellules épithéliales du neurilemme cérébral dans sa région postéro-inférieure, qui se prolonge par deux septums latéro-œsophagiens (voir pl. X, fig. 3 et 4). Ces cellules contiennent elles-mêmes de fines granulations acidophiles (c'est le cas, il est vrai, de toute l'assise cellulaire du neurilemme à ce moment-là). La structure terminale de la voie neurosécrétrice céphalique, chez les Solifuges, est donc très comparable aux *plaques paraganglionnaires* des Opilions et des Acariens.

L'activité de la voie neurosécrétrice céphalique se constate à un moment unique, très précis et très bref, du cycle d'intermue. Nous nous en sommes assurés en recherchant la neurosécrétion sur plus d'une centaine d'individus fixés à intervalles très courts (de l'ordre de 24 h) tout au long du cycle. Ce moment particulier se situe dans les 6 h qui suivent le « repas déterminant » (voir fig. 25). Le phénomène se déroule très vite, surtout à la température d'élevage optima (40 °C) et de nombreuses fixations sont nécessaires pendant ces 6 h pour le saisir dans tous ses détails.

Nous rappellerons ici ce qui a déjà été signalé à l'occasion de la mue et de la diapause : quand l'état de satiété auquel fait normalement suite la neurosécrétion cérébrale est atteint en octobre (aux approches de la diapause), la neurosécrétion cérébrale ne se produit pas. Des recherches histologiques, même effectuées sur de nombreux animaux, ne permettent pas d'en trouver la moindre trace.

Il est à noter que l'activité des cellules du groupe impair et médian n'est jamais tout à fait synchrone de celle des cellules des deux autres groupes. Elle semble se produire quelques heures plus tard.

2° Les cellules neurosécrétrices sous-oesophagiennes.

Ce sont des cellules tout à fait comparables à celles du groupe cérébral impair. On les trouve éparses dans toute l'écorce ganglionnaire correspondant aux six ganglions des appendices. De plus, elles sont particulièrement abondantes dans la région tout à fait postérieure de la masse nerveuse, à la naissance de la *cauda equina* (voir pl. X, fig. 5 et 6), ce qui reflète la nature composite de cette zone représentant cinq neuromères. Le produit de sécrétion de ces cellules distales quitte la masse nerveuse par la *cauda equina*. Nous n'avons pas pu suivre le devenir du produit élaboré par les autres cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes.

Nous avons observé l'activité des cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes sur trois individus, tous trois fixés à la fin de la *période d'engourdissement*. A aucun autre moment nous n'avons trouvé ces cellules actives.

D. — AUTRES PHÉNOMÈNES SÉCRÉTOIRES.

1° Au niveau des gliosomes.

Nous venons de voir que, au moment du *repas déterminant*, moment auquel s'observe la neurosécrétion cérébrale, la fuchsine paraldéhyde après traitement oxydant, met en évidence les formations gliales au point de

Source : MNHN, Paris

gêner l'observation du phénomène neurosécrétoire. Toute la masse nerveuse est parsemée de gliosomes disposés en petits massifs étoilés vivement colorés en violet foncé, qui s'observent tant dans l'écorce gliale qu'entre les faisceaux de fibres nerveuses, au sein des neuropiles (voir pl. XI, fig. 1 et 2).

Dans les deux jours qui suivent, alors que l'accès de neurosécrétion cérébrale est passé, la fuchsine paraldéhyde ne colore plus les gliosomes, mais elle donne des images beaucoup plus fines et aussi beaucoup plus diffuses. Il s'agit de l'écoulement d'une substance se présentant sous l'aspect de très fins granules et de légères traînées. A partir de l'écorce gliale périphérique, on voit migrer ce produit à travers les masses ganglionnaires, dans lesquelles il apparaît entre les neurones sous forme d'alignements de granules. Dès qu'il atteint les zones neuropilaires, il emprunte la voie axonique, et on le voit déjà en quantité appréciable au sein des faisceaux convergents de fibres nerveuses issues de chaque massif ganglionnaire (voir pl. XI, fig. 3), si bien qu'on pourrait le croire originaire des neurones constitutifs de ces massifs; en fait, il s'avère à l'examen que le produit fuchsinophile ne s'observe jamais à l'intérieur des neurones, mais qu'il s'insinue entre eux.

Cependant, les masses neuropilaires contiennent des quantités importantes de ce produit qui s'écoule le long des axones en donnant des images de cheminement rappelant celles que donnent les produits de neurosécrétion, et qui sont devenues classiques : alignements moniliformes de larmes ou de gouttelettes (voir pl. XI, fig. 4 et 5).

Ces images, à mesure que le temps s'écoule, deviennent de plus en plus périphériques. Quarante-huit heures après le *repas déterminant*, on observe des écoulements très importants dans les deux gros troncs nerveux qui sont à l'origine dans la *cauda equina* (voir pl. XI, fig. 6). Enfin, on observe ces écoulements dans la *cauda equina* elle-même ainsi que dans tous les nerfs qui quittent la masse nerveuse. Il y a tout lieu de penser que le produit ainsi rejeté passe finalement dans le sang.

On est donc en présence d'un phénomène sécrétoire à l'origine duquel se trouve l'ensemble du tissu glial et dans lequel les gliosomes paraissent jouer un rôle important. Ce produit rejeté présente une vive affinité pour la fuchsine paraldéhyde après oxydation, mais non pour l'hématoxyline chromique de Gomori, ce qui rend impossible sa confusion avec le produit de neurosécrétion. De plus, au contraire de ce dernier, il est P.A.S.-positif.

La question est de savoir si la production de cette substance correspond à une élaboration ou à une élimination de produits de catabolisme. Etant donné que le produit est finalement rejeté hors du système nerveux, il ne saurait s'agir de la manifestation du rôle trophique couramment attribué à la névroglie.

Il y a lieu de faire ici la même remarque qu'en ce qui concerne la neurosécrétion cérébrale. Le phénomène ne se produit pas en automne, même si l'animal parvient à l'état de satiété qui déclenche normalement la neurosécrétion cérébrale et la mue. Ce fait prouve que l'importante sécrétion dont toute la masse nerveuse est le siège, à un moment donné, constitue une des manifestations de la mue et qu'elle n'est pas simplement liée à une abondante nutrition.

Source : MNHN, Paris

2° Au niveau de toute la névroglie.

Pendant les troisième, quatrième et cinquième jours qui suivent l'*adoption de la posture de mue*, tous les territoires neurogliaux apparaissent chargés de gouttelettes de 2 à 3 μ de diamètre qui se colorent intensément par la méthode à l'acide périodique-Schiff selon Mac Manus; toutefois cette technique ne met plus en évidence aucun matériel P.A.S.-positif si les coupes sont préalablement traitées à la salive.

L'origine de ce matériel paraît bien résider dans l'ensemble des cellules gliales. Celles-ci commencent toutes par présenter de fines granulations qui, rapidement, forment de nombreuses gouttelettes intra-cellulaires (voir pl. XI, fig. 7). Puis la substance élaborée quitte les cellules et forme des flaques inter-cellulaires cependant qu'elle imprègne toutes les structures fibrillaires des travées névrogliques qui s'insinuent entre les neuropiles. Tout le tissu neuroglial est ainsi mis en évidence d'une façon remarquable, se détachant en rouge vif, avec la coloration de Mac Manus, sur le fond du système nerveux coloré à l'hémalun. On assiste ensuite à une migration, sous forme de fines granulations, du matériel P.A.S.-positif vers l'intérieur des masses ganglionnaires et neuropilaires.

Il faut noter qu'à ce stade, l'hémolymphe présente une réaction très positive au test de Mac Manus, certainement due à des polysaccharides en provenance des hématocytes et du segment muqueux de la glande coxale (voir chapitres suivants). Aussi n'est-il pas surprenant que les cellules gliales trouvent en abondance dans le sang les éléments de leur sécrétion.

La signification de ce phénomène est selon toute vraisemblance d'ordre trophique. La nature glucidique du produit élaboré, ainsi que sa destinée, le donnent à penser.

3° Au niveau des cellules gliales sécrétrices.

Nous distinguons, en ce qui concerne la névroglie, un autre phénomène sécréloire qui se différencie nettement du précédent. Il n'est jamais le fait de l'ensemble des cellules gliales, mais de cellules dispersées dans tous les territoires neurogliaux de la masse nerveuse, lesquels sont particulièrement importants en arrière du cerveau, dans la zone où il se raccorde à la masse sous-œsophagienne, et sur les bords latéraux de cette dernière (voir pl. XI, fig. 8). Ces cellules sont typiquement astrocytaires, présentant deux, trois ou quatre prolongements fibrillaires. En activité, leurs contours sont distendus par une accumulation d'éléments sécrétés, granulations assez grossières de forme subsphérique ou plus souvent elliptique, d'une dimension de 3 à 4 μ.

On trouve généralement quelques-unes de ces cellules dans tout animal fixé à un moment quelconque du cycle d'intermue. Mais, à un moment privilégié et bien précis de ce dernier, représenté par les deux ou trois jours qui suivent l'*adoption de la posture de mue*, elles existent en grande abondance, parsemant tout le domaine neuroglial. Leur contenu évoque tout à fait celui des hématocytes cyanophiles dont nous parlerons plus loin : même aspect morphologique, mêmes affinités chromatiques et histochimiques. Il faut d'ailleurs prendre garde de ne pas confondre les « cellules gliales sécrétrices » marginales avec les hématocytes cyanophiles qui, à ce moment,

Source : MNHN, Paris

circulent en quantité accrue dans l'espace sanguin périneural et qui présentent un aspect très voisin.

a) Analyse chromatique du produit de sécrétion.

Ce produit se colore de façon constante et franche par le bleu d'aniline avec l'Azan, par le bleu de méthyle avec le trichrome de Mallory, par le vert solide avec le trichrome de Prenant, par le vert de méthyle avec le trichrome de Masson-Goldner.

b) Colorations signalétiques.

Les granulations de ces cellules ne se colorent pas par la fuchsine paraldéhyde ni par le bleu Alcian (pH 2,5 ou pH 0,2), à moins de pratiquer au préalable une oxydation permanganique. Dans ce dernier cas, elles manifestent pour ces deux colorants une affinité intense.

c) Analyse histochimique.

Le produit de sécrétion réagit toujours positivement au test de Mac Manus a l'acide périodique-Schiff (produit P.A.S.-positif). Par contre il réagit toujours négativement au test à la ninhydrine-Schiff ainsi qu'au test de Chevremont et Frédericq au ferricyanure ferrique.

d) Basophilie et métachromasie.

En procédant de façon progressive et ménagée, nous avons constaté que les granulations des cellules gliales secrétrices ne présentent aucune affinité pour les divers colorants basiques que nous avons utilisés : bleu de toluidine, fuchsine basique, vert de méthyle, bleu de méthylène. Après une action prolongée de ces colorants (jusqu'à obtention d'une coloration nucléaire satisfaisante), le produit de sécrétion n'est nullement teinté.

Il y a donc tout lieu de considérer les granulations élaborées par les cellules qui nous occupent comme constituées de mucopolysaccharides neutres.

Nous pensons que l'activité particulière de ces cellules constitue un autre aspect du rôle trophique joué par la névroglie à l'égard du tissu nerveux.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES HÉMATOCYTES ET L'HÉMATOPOÏÈSE. LES NÉPHROCYTES.

Nous avons reconnu chez *Othoes saharae* deux lignées d'hématocytes se distinguant nettement et de façon constante l'une de l'autre. On peut, à l'intérieur de chacune d'elles, discerner une forme hyaline et une forme granuleuse, mais dans les deux lignées, la seconde forme dérive très manifestement de la première par élaboration d'inclusions cytoplasmiques. Il est de toute façon toujours facile de reconnaître à quelle lignée appartiennent des hématocytes, quel que soit leur état physiologique, et même au moment de leur naissance dans les organes lymphoïdes. Ils se distinguent (voir fig. 26) par leur forme extérieure, par les caractères de leur noyau et par les affinités tinctoriales de leur cytoplasme et de leurs inclusions avec les colorations générales usuelles. Cette différence de colorabilité, étant donné sa netteté et sa constance, nous a conduit, malgré la valeur généralement discutable d'une distinction basée sur l'analyse chromatique, à désigner les deux types de cellules sanguines d'*Othoes saharae* sous les noms d'« hématocytes cyanophiles » et d'« hématocytes érythrophiles ».

A. — LES HÉMATOCYTES ÉRYTHROPHILES.

1° Aspect habituel.

Ce sont de grandes cellules mesurant une vingtaine de μ de diamètre, de forme globuleuse, généralement subsphérique. Ils sont toujours dépourvus de pseudopodes. Leur noyau, très chromatique, est parfois bi- ou trilobé ou encore aplati, voire en forme de bâton. Leur cytoplasme et les inclusions qu'il élabore se colorent par l'éosine avec le trichrome de PRENANT, par l'azocarmin avec l'AZAN, par la fuchsine acide avec le trichrome de MASSON-GOLDNER. Ces inclusions sont petites et punctiformes et peuvent être plus ou moins abondantes.

2° Variations.

Chez des animaux fixés pendant la période d'activité, ces hématocytes sont peu abondants, et leur charge en granulations est généralement faible; beaucoup sont même entièrement hyalins. Ils augmentent en nombre et leur activité sécrétrice s'accroît pendant la période qui va de l'*adoption de la posture de mue* à l'*exuviation*, mais dans des proportions beaucoup plus faibles que les hématocytes cyanophiles.

Source : MNHN, Paris

Par contre, en deux circonstances, ils accroissent considérablement leur nombre et leur activité :

a) Au cours de l'ovogenèse.

Chez la femelle venant de muer qui développe ses ovaires, ils sont particulièrement abondants à l'intérieur même de l'utérus et pour la plupart chargés au maximum d'inclusions.

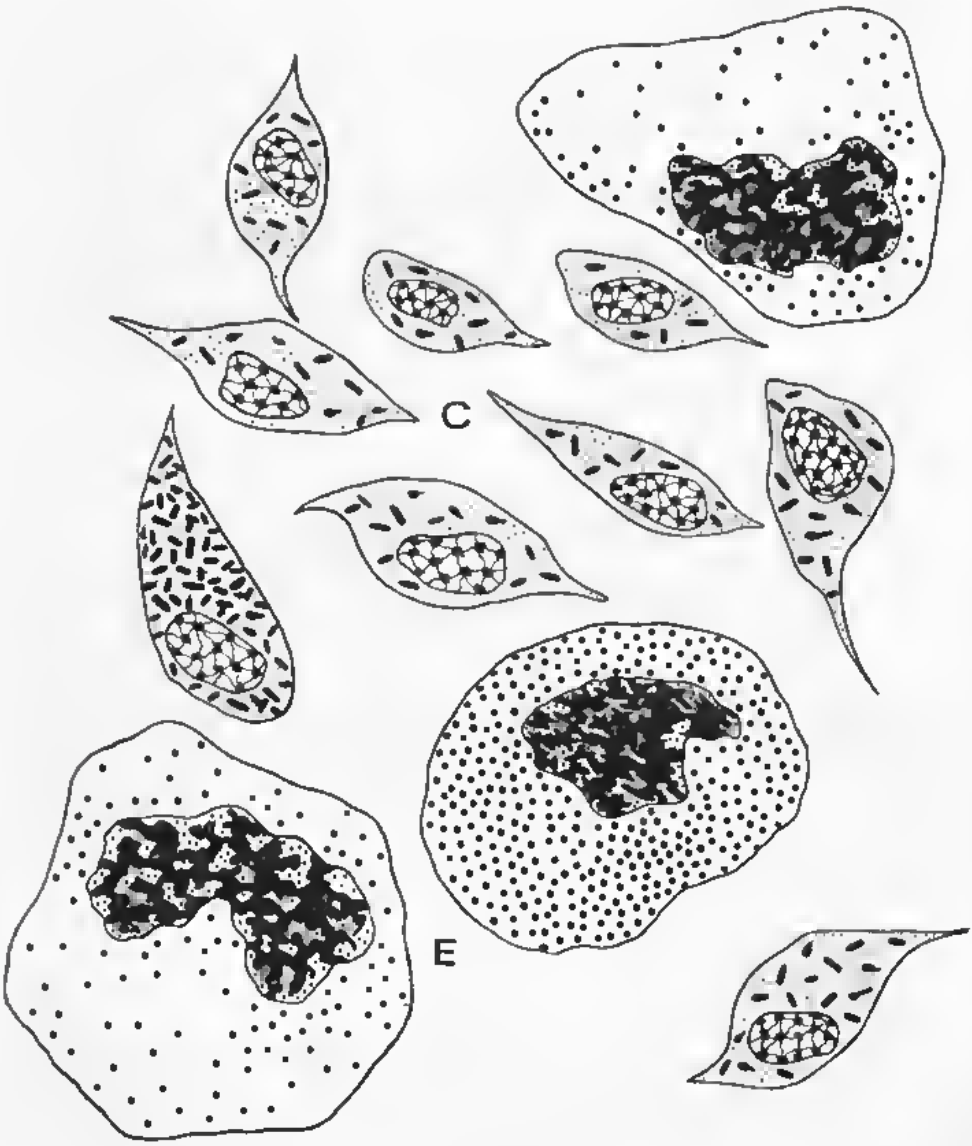


Fig. 26. — Les hématocytes d'*Olhoes saharae*. E : hémalocytes érythrophiles C : hématocytes cyanophiles.

Source : MNHN, Paris

b) Au niveau des lésions accidentelles.

Si l'on cause une blessure grave à une Galéode au moyen d'une aiguille de thermocautère portée au rouge, qu'on collodionne la plaie pour éviter l'hémorragie et qu'on fixe l'animal un mois plus tard, on constate, sur coupes, au niveau des tissus lésés (système nerveux par exemple) une abondance très grande d'hématocytes erythrophiles, à l'exclusion de cyanophiles. Parallèlement s'est développée au même niveau une sorte de *stroma* d'aspect mésenchymateux qui évoque les organes hématopoïétiques dont nous parlerons plus loin (voir pl. XII, fig. 6). Il est vraisemblable que se constitue, sur l'emplacement d'une blessure, un centre accessoire d'hématopoïèse fournissant essentiellement des hématocytes erythrophiles qui se détruisent sur place en libérant les inclusions qu'ils ont accumulées. Par la suite, quand l'animal blessé mue, on trouve d'ailleurs dans ce *stroma* des hématocytes cyanophiles assez abondants, ce qui confirme qu'une lésion provoque l'apparition d'un véritable organe hématopoïétique.

Les hématocytes erythrophiles joueraient donc un rôle essentiel dans les processus de cicatrisation.

Rappelons que chez les Insectes, le rôle des hématocytes dans la cicatrisation des blessures a été démontré, en particulier par Wigglesworth (1937) chez *Rhodnius prolixus* : les hématocytes se multiplient et forment rapidement un épais bouchon au niveau de la blessure, mais l'auteur ne leur attribue pas à cette occasion un rôle sécréteur.

B. — LES HÉMATOCYTES CYANOPHILES.

1° Aspect habituel.

Ce sont des cellules plus petites que les précédentes, mesurant une dizaine de µ, pourvues d'un noyau relativement volumineux, arrondi ou allongé, à chromatine bien répartie. La forme la plus commune pendant la période de « vie normale » de l'animal est celle d'un fuseau globuleux, pourvu à chaque extrémité d'un pseudopode plus ou moins effilé. Toutefois, ces pseudopodes peuvent manquer et la cellule apparaître grossièrement allongée. Le cytoplasme et ses inclusions prennent constamment les colorants bleus ou verts avec les techniques histologiques courantes : le bleu de méthyle avec le Mallory, le bleu d'aniline avec l'Azan, le vert solide avec le trichrome de Prenant, le vert lumière avec celui de Masson-Goldner. Les inclusions ont encore en commun, avec celles des cellules gliales sécrétrices, une affinité particulière pour la fuchsine paraldéhyde et le bleu Alcian pH 2,5 après oxydation permanganique; une réaction positive au test de Mac Manus (même après traitement à la salive), et négative aux tests à la ninhydrine-Schiff et au ferricyanure ferrique. Elles ont presque toujours une forme en baguette aux extrémités mousses, de 3 µ de long environ, ou quelquefois une forme en larme ou en massue, ce qui les différencie nettement de celles des hématocytes erythrophiles, toujours fines et granulaires.

Tous ces caractères rapprochent ce type d'hématocytes de celui que Wigglesworth décrit sous le nom d'*amoebocytes* chez *Rhodnius prolixus*.

Source : MNHN, Paris

2° **Variations.**

Les hématocyles cyanophiles subissent au long du cycle d'intermue des variations qui concernent leur nombre, leurs formes et leur activité. Quelques jours avant l'*adoption de la posture de mue*, commence leur multiplication qui s'accompagne souvent de variations morphologiques : les cellules s'allongent, deviennent flexueuses, acquièrent de longs pseudopodes très effilés au nombre de trois ou quatre, si bien que leur groupement présente un aspect mésenchymateux (voir pl. XII, fig. 1). Mais après s'être insinuées dans tous les interstices entre organes et au sein des muscles, elles perdent cet aspect. Cependant leur activité élaboratrice s'accroît et peu avant l'exuviation, les hématocytes cyanophiles qui ont envahi en très grand nombre tout l'organisme, se présentent comme des cellules à peu près sphériques, distendues par une accumulation considérable d'inclusions rhabdiformes. On en trouve à ce stade dispersés entre les différents organes et accolés à eux, particulièrement entre les fibres des muscles lysés où ils se sont insinués (voir pl. XII, fig. 2). Parvenus à leur turgescence maximum, leur membrane se lyse et leur contenu cellulaire se répand. On peut ainsi observer, peu avant l'exuviation, un matériel P.A.S.-positif considérable dispersé dans tout l'organisme, et le sang lui-même présente une réaction fortement P.A.S.-positive.

Aussitôt après l'exuviation, le nombre des hématocytes cyanophiles connaît une chute brutale, du fait de la destruction *in situ* de tous ceux qui s'étaient chargés d'inclusions sécrétées. Une telle multiplication lors de la mue, avec élaboration d'inclusions P.A.S.-positives caractérise aussi les hématocytes de *Rhodnius prolixus* (Wigglesworth, 1955, 1956). Rappelons aussi que des modifications importantes de la formule sanguine accompagnent la mue chez les Aranéides (Millot, 1926; Deevey, 1941) et chez les Opilions (Naisse, 1959).

C. — LES ORGANES HÉMATOPOÏÉTIQUES.

On trouve de façon constante chez *Othoes saharae*, dans chaque coxa des pédipalpes (voir pl. XII, fig. 3), une formation plus ou moins développée, mais toujours présente quel que soit l'état physiologique de l'animal. Cette formation constitue un manchon autour d'un gros tronc trachéen qu'elle enveloppe. Toutefois elle ne se développe pas à partir de l'*intima* de la trachée : celle-ci reste bien distincte, sans aucune modification au niveau de l'organe, lequel se superpose à elle. Il apparaît constitué d'une part d'un *stroma fibreux*, d'aspect mésenchymateux, contenant des noyaux aplatis et peu nombreux, d'autre part de cellules prises dans les mailles de ce *stroma* (voir pl. XII, fig. 4 et 5). Aucune membrane limitante différenciée ne circonscrit cet organe.

Plusieurs arguments nous ont conduit à assimiler ces organes (ou cet organe pair) aux organes lymphoïdes.

Tout d'abord, le fait qu'ils se développent au contact d'une trachée est significatif. Cette disposition se retrouve pour les organes lymphoïdes de beaucoup d'Arthropodes trachéates : ainsi chez les Diptères et particulièrement chez *Musca domestica* (L. Arvy, 1953, a; 1954), chez les Lépidoptères (L. Arvy, 1953, b), chez les Tenthrèdes (C. L'Hélias, 1953), chez *Locusta migratoria* (S. Ögel, 1959). Signalons à ce propos que si la localisation des organes hémalopoïétiques sur une trachée de la coxa des pédipalpes est

Source : MNHN, Paris

constante chez *Othoes saharae*, il peut se produire qu'un tel organe se développe autour d'une trachée quelconque du prosoma, mais le fait est rare.

Un autre argument, d'un poids décisif, est qu'on peut aisément reconnaître, à certains moments, parmi les cellules qui prennent naissance dans ces organes, les initiales des deux lignées d'hématocytes. En effet, si dans les jours qui suivent l'exuviation, toutes les cellules des organes lymphoïdes sont indifférenciés, il n'en va pas de même entre le *refus de nourriture* et l'*exuviation*. Pendant cette période on distingue aisément au sein des organes péritrachéens deux sortes de cellules, dont les unes possèdent un cytoplasme et des inclusions granulaires éosinophiles, et les autres, de taille plus faible, un cytoplasme et des inclusions rhabdiformes cyanophiles.

Enfin, il est encore un fait probant, à savoir que les cellules de ces organes présentent de nombreuses mitoses au moment où, précisément, le nombre des hématocytes circulant augmente. Par ailleurs, nous n'avons jamais constaté de division par mitose ou amitose chez les hématocytes libres.

D. — LES NÉPHROCYTES.

On les trouve en assez grande abondance chez *Othoes saharae*. Ce ne sont pas des éléments libres, transportés par le courant circulatoire. Ils sont toujours groupés en files ou en amas, accolés aux parois du cœur et de l'aorte, et surtout appliqués contre le système nerveux central et le long des nerfs, localisation qui se retrouve chez les Araignées Dipneumones (J. Millot, 1926); il y en a aussi, en faible quantité, qui adhèrent à l'hypoderme, à l'*intima* des trachées et aux myolemmes (on trouve en particulier de nombreux néphrocytes le long des muscles radiaires dilatateurs du pharynx).

Ce sont des cellules de taille modeste, mesurant de 15 à 20 µ, à contours géométriques, au cytoplasme clair, pourvues d'un seul noyau toujours sphérique, à chromatine dense et régulièrement réparlie (voir pl. XII, fig. 7).

Les néphrocytes présentent au cours du cycle d'intermue des variations très nettes d'activité ainsi qu'un renouvellement très important.

Tout le long des *périodes d'activité* et *d'engourdissement*, ils présentent un aspect assez banal : le cytoplasme contient de petites enclaves, granules ou gouttelettes, mais en petit nombre, et dans l'ensemble, la cellule reste assez claire.

Mais aussitôt après l'*adoption de la posture de mue*, tous les néphrocytes se chargent de nombreuses et volumineuses enclaves et en arrivent rapidement à être remplis et distendus par des sphérules aux affinités tinctoriales diverses (voir pl. XII, fig. 8). Jamais par contre ils ne contiennent de cristaux.

Ils demeurent dans cet état deux ou trois jours, puis, pendant les derniers jours de la *période de paralysie*, leur charge en inclusions diminue beaucoup et ils finissent apparemment par retrouver leur état antérieur. Il y a lieu de penser que les produits qu'ils avaient accumulés ont été repris par d'autres organes, probablement les glandes coxales (voir chapitre IV, C) et les tubes de Malpighi.

Source : MNHN, Paris

Enfin, aussitôt après l'*exuviation*, le nombre de néphrocytes fonctionnels semble avoir bien diminué. Mais on observe alors, le long des nerfs, de très abondantes cellules qui possèdent les caractères des néphrocytes mais sont de taille bien moindre (une dizaine de μ) et ont un cytoplasme très clair.

Il faut probablement voir là un renouvellement du tissu néphrocytaire. Mais nous n'avons pas découvert les initiales à partir desquelles naissent les nouveaux néphrocytes qui ne présentent pas de mitoses ni d'amitoses, pas plus d'ailleurs que les cellules âgées. Il ne paraît pas impossible toutefois que les petits néphrocytes qui apparaissent aussitôt après l'exuviation dérivent de jeunes hématocytes. En effet, les organes hématopoïétiques sont encore à ce moment bien développés, mais les cellules qu'ils contiennent ne paraissent pas différenciées dans le sens « hématocyte ».

Source : MNHN, Paris

Chapitre III

LES MUSCLES

Les muscles des Solifuges appartiennent au type à sarcoplasme et noyaux axlaux (voir pl. XIII, fig. 1). A l'occasion de chaque mue, ceux du prosoma et des appendices sont affectés dans leur totalité par un processus de lyse entraînant une complète dédifférenciation des myofibrilles qui se résolvent en un magma de gouttelettes. Les muscles abdominaux, par contre, conservent leur intégrité.

Le phénomène devient perceptible histologiquement une dizaine de jours avant l'*adoption de la posture de mue*, alors que déjà l'animal, depuis quelque temps, manque d'aisance dans ses mouvements et se fatigue vite.

Dans chaque fibre musculaire, la partie périphérique, constituée par les myofibrilles, se creuse de nombreuses petites vacuoles dans lesquelles apparaissent des gouttelettes sidérophiles dont la taille augmente rapidement (voir p. XIII, fig. 2 et 3). Ces gouttelettes passent bientôt dans le sarcoplasme axial, cependant que le processus de lyse continue au cœur de la zone fibrillaire.

Lorsque l'animal adopte la posture de mue, on peut encore distinguer les striations longitudinales et transversales des fibres, mais celles-ci sont entièrement remplies de gouttelettes (voir pl. XIII, fig. 4).

Il faut encore bien 48 h pour que s'achève le phénomène. Mais deux jours après l'*adoption de la posture de mue*, il ne subsiste à l'intérieur des fibres aucune trace des myofibrilles et il n'est plus possible de distinguer le sarcoplasme axial de la zone périphérique, précédemment striée. Tout l'espace délimité par le sarcolemme (qui, lui, demeure) apparaît empli de façon homogène par un magma de gouttelettes. Au centre de ce magma, les noyaux persistent en conservant leur disposition en file et sans subir aucune dégénérescence, sans connaître non plus de multiplication, que ce soit par mitoses ou par amitoses (voir pl. XIII, fig. 5 et 6). Toutefois leur aspect se modifie. Alors que dans le muscle intact, ils présentaient une forme très allongée et anguleuse du fait de constrictions annulaires, ils offrent maintenant un aspect beaucoup plus normal, arrondi ou elliptique.

Les muscles prosomatiques et appendiculaires demeurent en cet état pendant toute la *période de paralysie*. Lorsque l'animal subit l'exuviation, ces muscles sont encore presque totalement dédifférenciés. C'est surtout pendant la *période de rétablissement* que s'opère la reconstitution des myofibrilles, qui débute peu avant l'exuviation et dure une huitaine de jours.

Cette reconstitution débute à la périphérie de la fibre musculaire, toujours délimitée par le sarcolemme, et progresse lentement vers l'axe. Les premières myofibrilles apparaissent au contact du sarcolemme (voir pl. XIII, fig. 7), les suivantes en position de plus en plus interne, jusqu'à ce que toute la partie striée soit reconstituée de proche en proche (voir pl. XIII,

Source : MNHN, Paris

fig. 8). Parallèlement, les gouttelettes disparaissent peu à peu, et il n'est pas douteux qu'elles fournissent aux myofibrilles l'essentiel des matériaux aux dépens desquels elles s'édifient.

Ainsi, les processus de lyse et de réédification des myofibrilles ne sont pas parallèles. Sur coupes, des fibres en cours de lyse se distinguent parfaitement de fibres en voie de reconstitution : chez les premières, toutes les fibrilles sont atteintes simultanément par le processus de lyse et leur ensemble apparaît ponctué de vacuoles, puis de gouttelettes, représentant des centres de dédifférenciation; chez les secondes, on observe une couche périphérique de plus en plus épaisse constituée de myofibrilles néoformées parfaites, les gouttelettes étant refoulées dans la partie centrale, de plus en plus étroite, finalement réduite au sarcoplasme.

Le remaniement qui affecte, à l'occasion de chaque mue, toute la musculature somatique et appendiculaire du Solifuge, consiste donc uniquement en une *dédifférenciation des myofibrilles*, suivie d'une redifférenciation *in situ*. Il faut souligner que les muscles restent en place, que les produits de lyse restent enfermés par les sarcolemmes, chaque fibre conservant sa forme générale, sa situation, ses noyaux, et selon toute vraisemblance, son sarcoplasme.

Il s'agit là d'une autolyse pure, les ferments qui la provoquent provenant certainement du sarcoplasme lui-même, car aucun élément étranger (amibocytes) ne paraît y participer.

Ce remaniement des muscles constitue un phénomène des plus insolites. Il ne peut être comparé à celui que subissent les muscles des Insectes holométaboles lors de la nymphose. Chez ceux-ci, les muscles larvaires thoraciques subissent soit une destruction totale entraînant leur disparition pure et simple, soit (le plus souvent) un profond remaniement au cours duquel ils perdent leurs myofibrilles et leur sarcolemme et sont disloqués et réorientés par des myoblastes imaginaux : il subsiste peu de chose des fibres originelles et les nouveaux muscles proviennent pour l'essentiel des myoblastes imaginaux. La destruction ou la dégradation des muscles larvaires se fait soit par phagocytose (dissociation et digestion par des amibocytes), soit par lyocytose (digestion externe par des enzymes provenant d'amibocytes qui investissent les fibres), soit par autolyse (PÉREZ, 1902, 1910, 1912; POYARKOFF, 1912; HUPNAGEL, 1918).

Chez *Othoes saharae*, les cellules sanguines ne jouent aucun rôle dans la dédifférenciation des muscles, il n'apparaît jamais de myoblastes, et les muscles ne sont jamais disloqués : chaque fibre conserve sa place.

Ce qui se passe chez les Solifuges est donc tout à fait original : on ne connaît rien d'équivalent chez aucun groupe d'Arthropodes. Chez les Arachnides, il est vrai, seuls les Aranéides et les Opilions ont fait l'objet de recherches histophysiologiques au cours du cycle d'intermue. Il n'est pas impossible que des processus du même ordre existent chez les ordres réputés primitifs, comme les Pédipalpes et surtout les Pseudoscorpions, dont la mue comporte une « phase de léthargie » (VACHON, 1935). Car il est certain que le phénomène qui nous occupe est lié à la mue : il ne se produit pas aux approches de la diapause hivernale, quand cessent les mues, bien que l'animal ait connu une *période d'activité* absolument normale, chassant et se nourrissant jusqu'à satiété.

Si l'on essaie d'interpréter cette dédifférenciation des muscles des Solifuges à l'occasion de la mue, on est bien en peine de lui trouver un sens. On conçoit qu'un organe se dédifférencie pour assumer une fonction différente : nous verrons que c'est le cas, chez *Othoes saharae*, pour le laby-

Source : MNHN, Paris

rinthe de la glande coxale, qui perd ses cytomembranes pendant la période de paralysie. Mais en ce qui concerne les muscles, la perte des myofibrilles aboutit à une perte totale de fonction, non à un changement de fonction. Et l'on ne voit pas du tout pourquoi il faudrait que lors de chaque mue, l'animal soit partiellement paralysé pendant vingt jours et totalement pendant dix jours (on voit au contraire très bien l'inconvénient majeur que cela représente pour lui).

Pourtant il est bien difficile d'admettre qu'un pareil phénomène relève du gratuit, de l'absurde. Les organes inutiles, voire nuisibles, sont soit des organes régressés, témoins d'organes autrefois fonctionnels (ailes des Nèpes ou des Forficules); soit des organes encore fonctionnels mais devenus superflus (rate, appendice coecal); soit des organes hypertéliques (défenses du Mammouth, bois de certains Cervidés, « cornes » du *Dynastes hercules*) qui résultent de la persistance excessive d'une orthogenèse ou d'une allométrie de croissance devenue défavorable au cours de l'augmentation de taille de l'espèce (l'hypertélie est le plus souvent liée au gigantisme); soit des caractères sexuels secondaires développés outre mesure (pinces des *Uca*, mandibules des Lucanes). Dans tous les cas, il n'y a pas gratuité *à l'origine*. L'absurde caractérisé est toujours secondaire.

De surcroît, l'absurde paraît particulièrement improbable dans le domaine physiologique. Un organisme ne saurait porter atteinte inutilement à son intégrité, et l'on ne connaît pas d'exemples de processus physiologique qui se déroule sans nécessité. L'exemple des menstrues des Catarhiniens, invoqué autrefois par CUÉNOT, a perdu toute sa valeur depuis qu'une connaissance plus complète du cycle œstrien en a montré la signification.

Si donc la lyse des muscles observée lors de la mue chez les Solifuges n'a pas actuellement de signification, on est en droit de penser qu'il n'en a pas toujours été de même. L'actuelle *dédifférenciation* des muscles pourrait bien être la séquelle d'une *destruction totale* qui aurait accompagné la mue chez les Solifuges primitifs. Et la seule signification plausible qu'on puisse attribuer à cette destruction des muscles nous paraît être la nécessité d'en édifier de nouveaux correspondant à des formes nouvelles. Autrement dit, la morphologie de l'animal devait se modifier au cours des mues, la forme définitive n'étant atteinte que progressivement, au terme du développement post-embryonnaire.

Cette hypothèse conduit à envisager pour les premiers Solifuges un mode de développement progressif rappelant celui qui s'observe encore de nos jours chez certains Crustacés (Euphausiacés, Pénaeidés) et qui a certainement caractérisé tous les Arthropodes primitifs (le stade d'éclosion étant bien entendu, dans les classes terrestres, aussi évolué par rapport au Nauplius des Crustacés, qu'une Araignée ou un Papillon par rapport à une Crevette).

Par la suite, au cours de l'évolution des Solifuges, serait intervenue une contraction de développement qui aurait eu pour conséquence l'apparition dès le premier stade nymphal d'une morphologie très proche de celle de l'adulte (1), abstraction faite des caractères sexuels secondaires du mâle. Une telle contraction de développement s'est manifestement produite chez des Insectes Paurométaboles comme les Hémiptères; chez les Holométaboles, elle ne se produit qu'au moment de la nymphose, une forme juvénile

(1) Les deux ou trois premières mues s'accompagnent, rappelons-le, de l'acquisition de raquettes coxales et de dents chélicériennes supplémentaires.

Source : MNHN, Paris

ayant évolué *pour son compte* et acquis une vie propre de telle sorte que l'espèce existe sous deux formes différentes.

Le développement du Solifuge n'aurait plus guère comporté alors que des mues de croissance. Cependant l'action de certains gènes ne s'étant sans doute pas éteinte, les muscles ont continué à se détruire à chaque mue, pour se réédifier *in situ*. Le phénomène est d'ailleurs probablement en régression puisqu'il se réduit d'ores et déjà à la lyse des myofibrilles.

Un argument de poids en faveur de cette hypothèse réside dans le fait que les muscles abdominaux échappent entièrement au processus de dédifférenciation. Ce dernier n'affecte que les muscles du prosoma et des appendices : on passe sans transition, au niveau du diaphragme, d'une dédifférenciation totale à une absence complète de dédifférenciation, les muscles prosomiens les plus postérieurs étant lysés tandis qu'à leur contact le diaphragme ne l'est pas du tout.

Or, il convient de remarquer que si le prosoma des Solifuges actuels est manifestement très évolué (coalescence de segments, grand développement des hanches qui constituent à elles seules le plancher du prosoma, importance de l'endosternite), il n'en va pas de même de l'opisthosoma qui, tout au contraire, est resté particulièrement primitif. C'est un simple sac, encore parfaitement segmenté, ne présentant aucune coalescence ni même aucun télescopage des segments (1), et ne comportant aucune différenciation anatomique ou morphologique. Sa musculature est d'ailleurs demeurée typiquement segmentaire, la persistance des muscles circulaires (dont on sait qu'ils disparaissent très vite chez tous les Arthropodes, et la disposition des muscles longitudinaux et dorso-ventraux évoquant tout à fait les Arthropodes les plus primitifs (Roewer, 1934).

Il y a donc tout lieu de penser qu'au cours de l'évolution des Solifuges, les muscles abdominaux n'ont été que fort peu remaniés par rapport au plan fondamental et que leur disposition définitive fut acquise beaucoup plus tôt que celle des muscles prosomiens et appendiculaires. On est donc en droit de penser que si les muscles opisthosomiens ne connaissent actuellement lors des mues aucune atteinte, cela tient au fait qu'ils n'ont jamais été que très peu remaniés, et de plus, en des temps beaucoup plus reculés qu'en ce qui concerne les muscles prosomiens.

Il est d'ailleurs intéressant de noter à ce propos que, chez les Insectes Holométaboles actuels, le remaniement des muscles abdominaux lors de la nymphose est beaucoup moins prononcé que celui des muscles thoraciques, alors que ces Arthropodes possèdent tous un abdomen beaucoup plus évolué que celui des Solifuges. C'est ainsi que les nymphes des Diptères Nématocères, des Coléoptères, de la plupart des Lépidoptères, ainsi que les « coques sauteuses » de certains Hyménoptères, restent capables de mouvements abdominaux, exactement à la façon d'un Solifuge en mue.

Pour conclure, et quelle que soit la valeur qu'on veuille assigner au phénomène, il convient de souligner que la dédifférenciation des muscles lors de la mue rend compte de la paralysie totale qui frappe le Solifuge pendant les huit à dix jours qui précèdent chaque exuviation, et de son incapacité partielle à se mouvoir avant et après (périodes d'*engourdissement* et de *rétablissement*). De ce fait, la mue représente pour un Solifuge une péripétie beaucoup plus importante et contraignante que pour tout autre Arthropode.

(1) Il est toutefois très probable qu'un segment, le prégénital, a disparu.

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

LES GLANDES COXALES

Il en existe une seule paire, très antérieure puisque ses débouchés se situent au niveau des coxa des pédipalpes. A l'origine de chaque glande, on trouve un *saccule* localisé à hauteur du cerveau et maintenu en place par plusieurs muscles radiaires. Le saccule s'ouvre directement dans une formation grossièrement tubulaire, très sinueuse et boursoufflée, comprenant trois lobes principaux (voir fig. 27); Buxton (1913) la désigne sous le nom de « sac labyrinthique » et nous l'appellerons quant à nous « segment muqueux ». De ce dernier, on passe encore directement dans le *labyrinthe*, long tube cylindrique qui se dirige vers l'arrière du prosoma, y décrit quelques boucles et revient en direction antérieure pour se transformer en arrivant dans la coxa du pédipalpe en un court *canal évacuateur*, dont l'exutoire est une structure tégumentaire assez complexe que Buxton nomme « nozzle », terme qu'on peut traduire par « gicleur ».

Nous étudierons successivement ces quatre parties.

A. — LE SACCULE.

Il consiste en un amas globuleux d'un parenchyme très lâche, parcouru par un réseau conjonctif à maille assez serrée, sorte de *stroma* qui fournit également la paroi externe de la glande (voir pl. XIV, fig. 1). Le centre de cette dernière est occupé par une cavité très irrégulière.

Les cellules sont petites, pourvues d'un cytoplasme peu abondant et peu sidérophile, et de noyaux relativement volumineux, sphériques et très chromatiques. Le saccule présente tout au long du cycle d'intermue le même aspect banal. Le seul fait à noter est l'existence de mitoses en assez grand nombre dans les deux ou trois jours qui suivent l'*adoption de la posture de mue*.

B. — LE SEGMENT MUQUEUX.

Il s'agit d'une formation importante, constituée de trois lobes grossièrement tubulaire et étroitement contournés. Le segment muqueux communique d'une part avec le saccule, d'autre part avec le labyrinthe. Il a été homologué par Buxton au segment sécréteur qui s'intercale sur le trajet du labyrinthe dans les néphridies des Péripates, et particulièrement à celui des glandes salivaires, très développé et faisant directement suite au saccule (dans cette paire de néphridies très modifiées, la partie labyrinthique est au contraire des plus réduites; elle va jusqu'à disparaître tout à fait au profit du segment muqueux dans les néphridies des segments 3 à 5 et

Source : MNHN, Paris

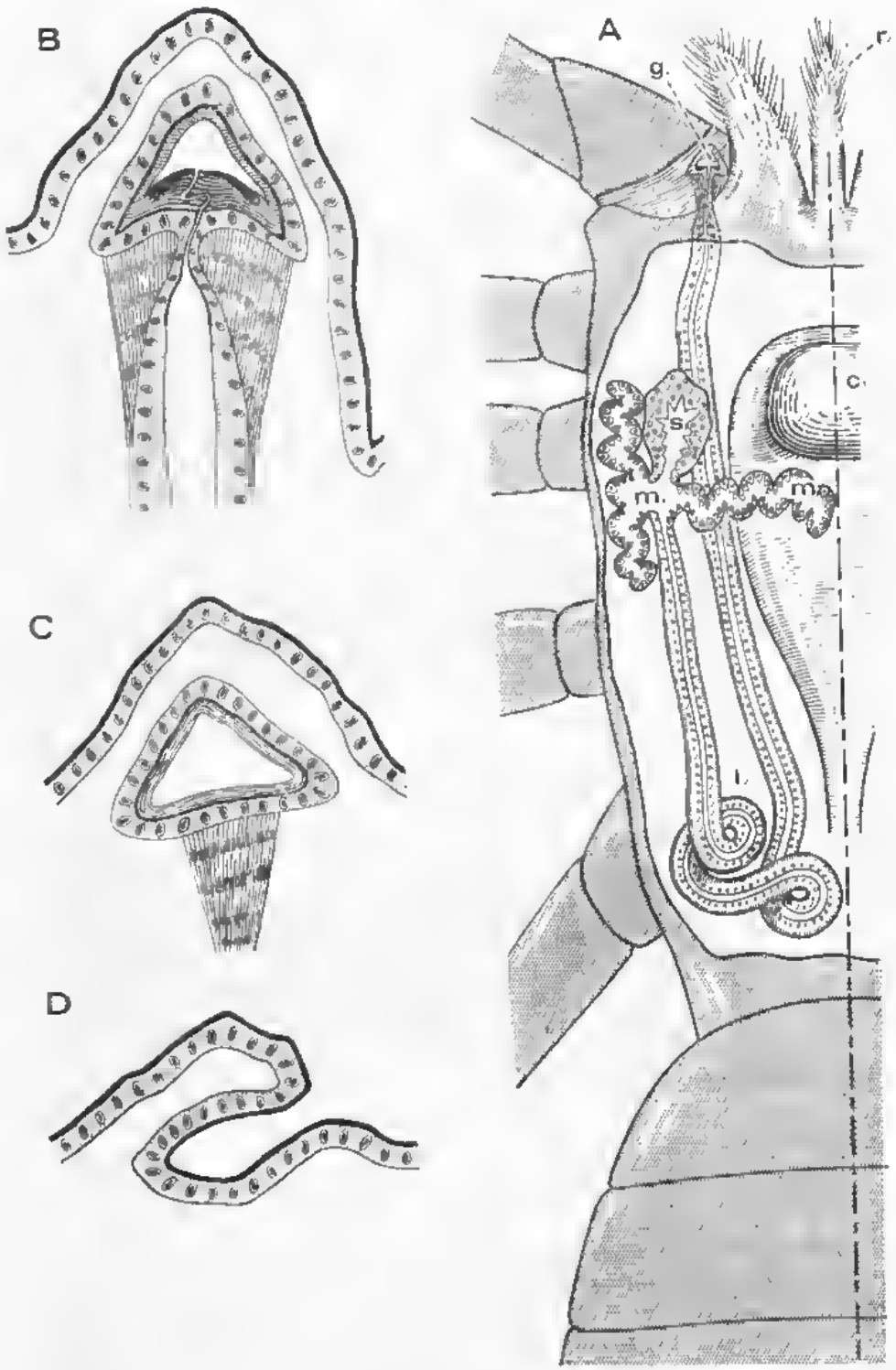


FIG. 27. — Les glandes coxales d'*Othoes saharae*. A : vue d'ensemble. B : Le « gicleur », exutoire du labyrinthe, en coupe sagittale. C et D : sur les coupes suivantes, on constate que la chambre sous-cutanée communique largement avec l'extérieur du côté interne, et représente donc en fait un repli tégumentaire.
c. : cerveau; g. : « gicleur »; l. : labyrinthe; m. : segment muqueux; r. : rostre; s. : saccule.

Source : MNHN, Paris

30 à 32). Ce segment muqueux n'existe chez aucun autre ordre d'Arachnides et il y a tout lieu de le considérer chez les Solifuges comme une survivance.

Buxton n'a pas pu établir histologiquement l'activité sécrétrice du segment muqueux des Solifuges, pour l'excellente raison que cette activité, nous le verrons, se limite à un moment très précis et très court du cycle d'intermue; mais il la tenait pour très probable et il attribuait à cette formation une fonction salivaire ou venimeuse. Cette hypothèse s'appuyait sur la situation et la conformation de l'exutoire de la glande coxale, dont nous parlerons plus loin.

1° Histophysiologie.

Il nous a été donné de constater de façon certaine l'activité sécrétrice du segment muqueux, qui est parfaitement fonctionnel. Mais nous avons dû écarter l'hypothèse de Buxton : cet organe ne saurait être considéré ni comme une glande salivaire, ni comme une glande venimeuse.

Tout le long des *périodes de rétablissement, d'activité et d'engourdissement*, le segment muqueux est manifestement inactif. Il se présente comme un épithélium tubulaire simple, reposant sur une épaisse membrane fibreuse; ses cellules sont petites et basses, irrégulières, au cytoplasme clair et pourvues d'un noyau petit de forme variable (voir pl. XIV, fig. 2). A aucun moment de ces trois périodes l'organe ne présente le moindre signe d'activité, la moindre variation d'aspect. Sa lumière contient parfois un coagulum peu colorable, mais celui-ci provient certainement du labyrinthe dans lequel on peut souvent constater au même moment la présence d'un coagulum identique se colorant de la même façon.

Mais à un moment précis du cycle d'intermue (48 h après l'*adoption de la posture de mue*) et pour une durée très brève (2 à 3 jours), le segment muqueux change complètement d'aspect. Ce phénomène n'est nullement accidentel : nous l'avons constaté, toujours aussi net, chez tous les individus (une vingtaine) que nous avons fixés pour étude histologique entre les troisième et cinquième jours consécutifs à l'adoption de la posture de mue.

Au troisième jour après cet événement, les cellules du segment muqueux deviennent très hautes, occupant presque toute la lumière, et se vacuolisent, cependant que les noyaux grossissent et deviennent sensiblement sphériques. Peu après, à la base de la cellule, aux environs immédiats du noyau, un produit de sécrétion visqueux apparaît dans les vacuoles sous forme de croissants d'abord minces et effilés. Puis les noyaux, qui étaient basaux, deviennent presque apicaux, si bien que la majeure partie des éléments sécrétés s'observent entre les noyaux et la basale (voir pl. XIV, fig. 3). Cependant les croissants de produit élaboré s'épaississent et deviennent de plus en plus globuleux jusqu'à emplir entièrement leurs vacuoles. Quand le processus est terminé, les noyaux redeviennent basaux et les cellules apparaissent densément occupées par de nombreux globules très sidérophiles (voir pl. XIV, fig. 4). Puis la teinte présentée par le produit sécrété devient de plus en plus pâle (voir pl. XV, fig. 1), ce qui correspond selon toute vraisemblance à sa résorption hors de la cellule. Cette excrétion se fait sans doute vers l'extérieur du segment muqueux, c'est-à-dire dans le sang, car la lumière de la glande demeure vide.

Enfin, les cellules du segment muqueux reprennent l'aspect vacuolaire

Source : MNHN, Paris

qu'elles offraient au début de leur activité et le conservent quelques jours avant de revenir pour longtemps à l'état de repos que nous avons d'abord décrit.

Le phénomène que nous venons de retracer et qui représente *un cycle sécrétoire unique*, est très rapide : la phase de sécrétion ne dure guère que 24 h et la phase de résorption à peu près autant. Mais il n'en faut pas moins souligner son importance. Les deux segments muqueux constituent des organes volumineux dont toutes les cellules participent également à une activité élaboratrice intense. La quantité de substance qui, en un laps de temps très court, passe dans le sang, est donc considérable.

Ce produit se caractérise de façon constante en analyse chromatique et histochimique exactement de la même façon que le produit élaboré par les hématocytes cyanophiles et les cellules gliales sécrétrices : il prend le bleu de méthyle, le bleu d'aniline et le vert lumière; la fuchsine pacaldéhyde et le bleu Alcian après oxydation permanganique seulement; il ne présente aucune basophilie et ne donne donc pas la réaction métachromatique; mais il se colore intensément par la réaction au P.A.S. de Mac Manus, même après traitement à la salive; il donne par contre une réaction négative à la ninhydrine-Schiff et au ferricyanure selon Chèvremont et Frédéricq. Il s'agit donc là encore d'un mucopolysaccharide neutre.

2° Discussion.

Quelle fonction assigner au segment muqueux de la glande coxale des Solifuges ?

Il faut tout d'abord signaler que l'existence d'éléments muqueux incorporés à des organes excréteurs se retrouve chez d'autres groupes zoologiques, tels que les Mollusques (Turchini, 1923), et en particulier chez les Arthropodes. Nous avons déjà évoqué les segments muqueux des organes segmentaires des Péripates, plus ou moins développés suivant la situation topographique des néphridies. M. Gabe (1954, 1957) en a fait une étude cytologique et histochimique. Leur produit de sécrétion, soluble dans l'alcool, présente les caractères des mucopolysaccharides acides (alors que celui du segment muqueux d'*Othoes saharae*, insoluble dans l'alcool, a les propriétés d'un mucopolysaccharide neutre). On trouve aussi un segment muqueux à la base des tubes de Malpighi de divers *Odonates* (Gagnepain, 1956), segment dont les cellules élaborent un mucopolysaccharide neutre. Et il existe également chez plusieurs *Orthoptères* (Martoja, 1956) des cellules muqueuses, dispersées le long des tubes de Malpighi, et qui sécrètent un mucopolysaccharide acide.

La question essentielle qui se pose au sujet de ces formations muqueuses est de savoir si leur fonction est liée à celle de l'organe dont elles font morphologiquement partie. De ce point de vue, elles ne pourraient guère avoir pour rôle que de modifier certaines caractéristiques de l'urine élaborée par les segments à bordure à brosse ou à bâtonnets (par exemple, comme le suggère Gagnepain, la neutraliser et la gélifier).

Cette hypothèse, sans être à rejeter, est actuellement peu fondée, reposant surtout sur l'unité morphologique (plus ou moins convaincante) que constitue la succession des divers « segments » de la glande coxale. Or, un même organe peut très bien juxtaposer en son sein deux tissus

Source : MNHN, Paris

assumant des fonctions physiologiques très différentes : le testicule, le pancréas, en sont, chez les Vertébrés, des exemples classiques. D'ailleurs, si l'on considère les glandes salivaires des Péripates, qui ne sont rien d'autre que des organes segmentaires dans lesquels le segment muqueux a pris une part prépondérante, presque exclusive, il faut bien convenir que ce dernier remplit une fonction totalement étrangère à la fonction excrétrice.

Aussi pensons-nous qu'il faut envisager pour le segment muqueux de la glande coxale d'*Othoes saharae* l'éventualité d'un rôle physiologique tout à fait indépendant de celui joué par les autres parties de la glande. A l'appui de cette hypothèse on peut avancer plusieurs considérations :

— Pour toute la durée d'un cycle d'intermue (40 jours au moins, souvent plus), le segment muqueux n'accomplit qu'un seul cycle sécrétoire qui se déroule en un temps très bref (2 à 3 jours). Tout le reste du temps, le segment muqueux est totalement inactif, alors que l'hypothèse d'une activité liée à celle de la glande coxale *sensu stricto* suppose un fonctionnement continu. Cette particularité permet d'ailleurs de rejeter dès maintenant l'hypothèse de Buxton selon laquelle le segment muqueux pourrait élaborer une substance salivaire ou venimeuse. Si cette hypothèse était fondée, la sécrétion aurait lieu pendant la *période d'activité* de l'animal, et non pendant la *période de paralysie*, alors que depuis de longs jours, et pour un long moment encore, il ne chasse ni ne se nourrit.

— Au moment où le segment muqueux entre en activité, le labyrinthe semble bien, comme nous le verrons un peu plus loin, avoir une activité excrétrice, mais une importante production d'urine appelant une sécrétion adjuvante du segment muqueux, est fort peu vraisemblable. A ce stade, en effet, la striation basale représentant très probablement des cytomembranes absorbantes a disparu depuis plusieurs jours. D'autre part, l'animal a pris son dernier repas trois semaines auparavant et la régulation osmotique consécutive à l'alimentation s'est certainement déjà opérée lorsqu'intervient l'adoption de la posture de mue.

— Il faut souligner également l'importance de la quantité de produit élaborée en un temps très court : le segment muqueux, nous l'avons dit, constitue une formation volumineuse et toutes ses cellules se trouvent affectées en même temps par son accès sécrétoire. Il y aurait une nette disproportion entre la quantité d'urine que pourrait alors extraire le saccule et l'éventuel apport muqueux. L'évacuation à l'extérieur d'un tel volume d'urine et de mucosité, en pleine période de mue, alors que tous les muscles prosomatiques sont lysés, paraît de plus bien difficile.

— L'hypothèse d'une gélification de l'urine est difficile à admettre chez un Solifuge, étant donnée la conformation de l'exutoire, qui se présente comme un « gicleur » (que nous décrivons plus loin), et suppose une assez grande fluidité de l'urine.

— On doit enfin mettre l'accent sur une observation déjà rapportée et qui tend à démontrer la nature tout à fait particulière du segment

Source : MNHN, Paris

muqueux : lorsque s'achève son activité sécrétrice et que s'effectue la résorption du produit, on ne constate la présence d'aucun coagulum dans la lumière du segment muqueux, qui apparaît optiquement vide; il en est de même de la lumière du labyrinthe. Une vingtaine d'animaux ont été fixés au cours du laps de temps qui s'écoule entre la phase sécrétrice du segment muqueux et l'exuviation : sur toutes les séries de coupes, les cellules du segment muqueux apparaissent vides ou en cours d'excrétion, la lumière du segment muqueux et celle du labyrinthe sont optiquement vides. Or, étant donné l'importante quantité de produit élaboré, il est bien peu probable que son passage dans la lumière ait pu échapper à l'observation.

Il y a donc lieu d'envisager une résorption du produit de sécrétion vers l'extérieur, c'est-à-dire dans le sang. Autrement dit, le segment muqueux serait un élément glandulaire *endocrine*.

Or, la libération dans le sang, à ce moment précis du cycle d'intermue, d'une quantité importante de polysaccharides, ne paraît pas dépourvue de sens et s'accorde avec les processus physiologiques qui s'accomplissent alors.

En effet, pendant toute la seconde partie de la période de paralysie (soit, pendant les jours qui précèdent immédiatement l'exuviation), le sang, les basales et les tissus connectifs présentent une réaction P.A.S.-positive très intense et tout à fait inhabituelle. Par ailleurs, tous les territoires neurogliaux de la masse nerveuse ainsi que tout l'épithélium hypodermique, dont les cellules sont devenues très hautes (d'une hauteur plusieurs fois supérieure à la normale), contiennent un très abondant matériel P.A.S.-positif avec les réactions de Mac Manus et de Bauer (voir pl. XVI, fig. 1). Ce matériel se met aussi en évidence par la méthode à l'iode selon Mancini, mais il est dissous par un traitement préalable à la salive.

En ce qui concerne l'hypoderme, cet abondant matériel glucidique représente évidemment la source énergétique de son activité ainsi que le matériau de base des structures tégumentaires qu'il élabore. En ce qui concerne le système nerveux, l'absorption de glucides par l'intermédiaire de la névroglie représente sans doute une activité trophique. Enfin, il est très vraisemblable que le sang riche en glucides en fournit également, dès la veille de l'exuviation, aux muscles dédifférenciés, dont la reconstitution ne peut manquer de nécessiter un apport énergétique important.

On peut donc envisager que le segment muqueux représente pour l'organisme un important fournisseur de mucopolysaccharides neutres à partir desquels seraient produits les glucides nécessaires. Cette hypothèse est d'autant plus plausible qu'au même moment du cycle d'intermue, il existe un autre tissu qui fonctionne manifestement comme fournisseur de mucopolysaccharides : il s'agit des hématocytes cyanophiles. Nous avons vu que ces cellules, après s'être multipliées en grand nombre, se chargeaient au maximum d'enclaves présentant exactement les mêmes affinités chromatiques et histochimiques que le produit de sécrétion du segment muqueux et finissaient par se détruire en libérant ces enclaves.

Les hématocytes cyanophiles et le segment muqueux assumeraient donc au même moment la même fonction : fournir à l'organisme le matériel glucidique qui lui est nécessaire.

Source : MNHN, Paris

C. — LE LABYRINTHE.

Il présente d'un bout à l'autre la même structure histologique. R. RASMONT (1958-1959) dans son travail sur *Euscorpius carpathicus* L. a mis en évidence chez ce Scorpion l'existence d'un *segment à cellules à bâtonnets* et d'un *segment à bordure en brosse* (dont les cellules comportent également une base striée en « bâtonnets »). Ce dernier segment manque totalement chez *Othoes saharae*. Par contre, la base de toutes les cellules du labyrinthe est occupée par une striation très fine et très serrée, perpendiculaire à la paroi du tube, qui est certainement homologue (les aspects étant tout à fait comparables) des filaments basaux des cellules à bâtonnets d'*Euscorpius carpathicus*. RASMONT a montré par une étude en microscopie électronique que cette striation était due, comme dans les cellules des segments proximal et distal du tube contourné du rein des Vertébrés, à de profonds replis très serrés de la membrane cellulaire (cytomembranes).

Chez *Othoes saharae*, la striation basale est particulièrement haute (voir pl. XV, fig. 2). Elle peut occuper les trois quarts de la hauteur de la cellule, sinon plus, refoulant le noyau près de la lumière du tube, dans un espace cytoplasmique très restreint. La zone striée donne une réaction positive, mais peu intense, à la coloration au P.A.S. selon MAC MANUS. C'est dans cette région que se trouve le chondriome : il s'agit de chondriosomes granuleux et non de chondriocontes filamenteux. Le chondriome n'est donc pour rien dans l'aspect strié de la zone basale.

L'aspect que nous venons de décrire est celui que présentent les cellules du labyrinthe pendant la *période d'activité* et au début de la *période d'engourdissement*. Mais à partir du douzième jour environ après le *refus de nourriture*, très peu de temps après que la lyse des muscles soit devenue histologiquement perceptible (voir fig. 25), cet aspect se modifie radicalement. La striation basale devient progressivement moins haute, moins serrée et discontinue. Au bout de quelques jours, elle disparaît entièrement. Cependant les noyaux, qui étaient apicaux, gagnent progressivement l'autre pôle des cellules et deviennent tout à fait basaux; leur taille augmente notablement et ils deviennent beaucoup plus chromatiques (voir pl. XV, fig. 3). Le chondriome très abondant occupe le centre des cellules dont la partie apicale présente une très nette réaction P.A.S.-positive. Cependant, de petites vacuoles très réfringentes apparaissent partout dans les cellules, mais particulièrement à leur base, et pendant toute la *période de paralysie* on observe dans leur zone apicale la présence d'un abondant matériel P.A.S.-positif sous forme de granules, comme on en trouve dans les tubes de MALPIGHI.

Le labyrinthe conserve cet aspect jusqu'après l'exuviation. Ce n'est qu'environ trois jours après celle-ci que les plissements basaux commencent à se reconstituer et gagnent progressivement en hauteur pour atteindre leur maximum d'extension quand l'animal recommence à s'alimenter (1).

Il y a donc tout lieu de penser que le rôle du labyrinthe pendant la *période de paralysie* est tout différent de celui qu'il joue pendant la *période d'activité* : à deux états physiologiques profondément différents correspondraient deux fonctions du labyrinthe également différentes.

(1) Une telle dédifférenciation des cellules du labyrinthe a été brièvement signalée par WEYGOLDT (1964) chez les Pseudoscorpions. Elle intervient également lors de la période d'immobilité qui précède la mue.

Source : MNHN, Paris

— Pendant la période d'activité, il est probable que le labyrinthe joue surtout un rôle de régulation osmotique. On peut considérer comme vraisemblable que le saccule filtre l'hémolymphe, de façon active d'ailleurs, les muscles qui le relient aux parois du corps lui imprimant sans doute des pulsations (ultrafiltration). Il serait donc assimilable au glomérule de MALPIGHI des Vertébrés. Le labyrinthe, lui, serait le siège d'une réabsorption, à l'instar du tube contourné des Vertébrés. Il restituerait à l'organisme la plus grande partie de l'eau absorbée au niveau du saccule, après l'avoir peut-être stockée un certain temps, le labyrinthe pouvant faire office de « volant » régulateur de la pression osmotique interne (le labyrinthe des individus fixés au cours de la *période d'activité* contient presque toujours un coagulum homogène remontant même dans la lumière du segment muqueux et parfois dans celle du saccule). Cette dernière hypothèse est plausible d'abord parce que l'animal consomme pendant la *période d'activité* une nourriture très abondante et très aqueuse (Arthropodes) en un temps qui peut être très bref, ensuite parce que les conditions très rigoureuses de température et d'hygrométrie qu'il subit lui imposent une stricte économie de l'eau. Il faut revenir à cette occasion sur la hauteur tout à fait remarquable que présentent les cytomembranes basales du labyrinthe : les cellules en sont presque entièrement envahies; seule subsiste à leur apex une petite zone de cytoplasme homogène contenant le noyau (voir pl. XV, fig. 2). Or il est reconnu que l'existence de cytomembranes correspond à des transits liquides importants, car on en retrouve dans nombre d'organes qui sont le siège de tels échanges (PEASE, 1956). La hauteur exceptionnelle (1) des cytomembranes chez *Othoes saharae* pourrait bien constituer une adaptation xérophile par augmentation de la surface filtrante et donc de la proportion d'eau réabsorbée. Une telle adaptation pourrait être comparée à celle qui s'observe chez certains Mammifères désertiques et qui consiste en un allongement des tubes contournés se traduisant par des pyramides nettement plus hautes que la normale.

— Pendant la période de paralysie, au contraire, l'animal ne prend plus aucune nourriture depuis au moins trois semaines. Par contre, son organisme se trouve en plein remaniement : les muscles subissent une lyse totale et une grande partie de l'ancien tégument est détruite et réabsorbée, cependant que de nombreux hématocytes se détruisent en libérant leurs inclusions. Ces phénomènes s'accompagnent sans nul doute d'une production importante de produits de catabolisme. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant que le labyrinthe dédifférencié joue plutôt un rôle excréteur comparable à celui des tubes de MALPIGHI : il existe d'ailleurs à ce moment entre ces deux formations une frappante similitude histologique (si l'on fait abstraction de l'absence de bordure en brosse dans les cellules du labyrinthe). Signalons enfin que la lumière du labyrinthe est toujours vide pendant cette période, ainsi que celle des autres segments de la glande coxale.

Ces variations cycliques dans l'infrastructure cellulaire et, vraisemblablement, dans la fonction physiologique d'un organe rénal paraissent remar-

(1) Nous avons comparé le labyrinthe de la glande coxale d'*Othoes saharae* à celui de *Damon medius*, Amblypyge de la forêt de Côte-d'Ivoire. Chez cet Arachnide hygrophile, les cytomembranes sont environ trois fois moins hautes que chez *Othoes saharae*.

Source : MNHN, Paris

quables et mériteraient une étude approfondie. On n'en connaît pas d'autre exemple à l'heure actuelle. Les auteurs qui ont étudié les variations de l'ultrastructure du tube contourné des Mammifères en fonction de son activité physiologique ont surtout mis en évidence des variations affectant le chondriome (RHODIN, 1954); en ce qui concerne les cytomembranes, seul a été constaté un élargissement considérable des espaces extracellulaires qu'elles délimitent, au moment où s'effectue un transit liquide important (CAULFIELD et TRUMP, 1962).

D. — LE CANAL ÉVACUATEUR.

Nous considérons qu'il commence à hauteur du cerveau, car dès ce niveau la striation basale qui caractérise les cellules du labyrinthe manque. On a ainsi un segment de tube, long d'environ un millimètre constitué de cellules assez hautes et irrégulières, d'aspect banal.

Il est prolongé par un court canal d'une section un peu plus faible, bordé de cellules régulières et très basses. Cet épithélium tubulaire est en continuité avec l'hypoderme et ne s'en distingue pas morphologiquement, mais il n'est intérieurement revêtu de chitine que dans la partie tout à fait terminale (voir fig. 27, B et pl. XV, fig. 4). Extérieurement, il est revêtu d'une tunique relativement épaisse de fibres musculaires longitudinales dont les extrémités antérieures s'insèrent sur ce que BUXTON a nommé « the nozzle ».

Il s'agit d'une petite chambre creusée dans les téguments et communiquant avec l'extérieur par une fente située du côté interne, de telle sorte que l'exutoire de la glande coxale est « tourné » vers le rostre (voir fig. 27, B, C, D et pl. XV, fig. 5). Le plancher de cette chambre est formé par une cupule chitineuse très épaisse, à concavité postérieure, percée en son centre d'un très fin canal sinueux dont le diamètre n'excède pas 2 µ. Nous avons pu nous assurer sur plusieurs séries de coupes que ce canal, malgré sa finesse, débouchait réellement à l'extérieur, même chez les adultes. La situation et la conformation de ce « gicleur » qui doit fonctionner en éjectant de petits jets de liquide vers le rostre, avait conduit BUXTON à envisager pour le segment muqueux une sécrétion salivaire ou venimeuse. Nous avons vu que ces hypothèses ne résistent pas à l'examen.

Discussion.

C'est un fait que l'exutoire de la glande coxale d'*Othoes saharae* est conformé de telle sorte que le rejet d'urine par l'animal est possible. Il constitue un véritable « gicleur » qui peut certainement, par contraction de la gaine musculaire, émettre de brefs jets de liquide. Sans doute une excrétion liquide importante est-elle bien peu probable chez un Arachnide xérophile pourvu de tubes de MALPIGHI. Et il est très possible, comme le suggère RASMONT à propos d'*Euscorpius carpathicus*, que le labyrinthe serve seulement de régulateur osmotique, restituant de l'eau au milieu intérieur à mesure que celui-ci en perd par transpiration. Mais l'hypothèse d'un rejet d'urine chez les Solifuges ne doit pas être selon nous tout à fait écartée, étant donné la conformation de l'exutoire de la glande coxale et aussi le fait que ces animaux absorbent en un temps très court une nourriture considérable, leur abdomen pouvant se distendre démesurément : il n'est pas impossible qu'en de telles occasions ait lieu une émission d'urine.

Source : MNHN, Paris

Chapitre V

LE TUBE DIGESTIF ET LA DIGESTION

A. — L'INTESTIN ANTÉRIEUR.

1° Le rostre.

C'est un robuste tube sclérifié, relativement long (3 mm chez les individus âgés), comprimé latéralement, qui reporte l'orifice stomodéal vers l'avant, entre les mains des chélicères. Il porte à son extrémité, à droite et à gauche, de longs et forts poils dirigés vers l'avant et anastomosés de manière à constituer une grille jouant le rôle de filtre. A sa face inférieure, il reste un moment soudé aux coxa des pédipalpes, alors que son plafond est déjà individualisé. A ce niveau, de forts muscles verticaux relient le plancher du stomodeum à la paroi ventrale des coxa, cependant qu'un autre muscle vertical relie le plafond du stomodeum au plafond du rostre (voir pl. XVI, fig. 4). Lorsque le rostre est entièrement individualisé, seul subsiste ce dernier muscle.

La lumière du stomodeum a une forme en Y. Elle est tapissée d'un épithélium cylindrique banal revêtu d'un épais tégument. Elle communique avec l'extérieur, non pas par un orifice terminal, mais par trois fentes correspondant aux trois branches de l'Y et qui s'étendent tout le long du rostre (voir pl. XVI, fig. 5).

2° Le pharynx.

Il s'étend de la base du rostre jusqu'en arrière du cerveau. Il est constitué d'un haut épithélium cylindrique, dont le revêtement tégumentaire interne est beaucoup plus fin que dans le rostre. Extérieurement il porte une couche de muscles circulaires, et de nombreux et puissants piliers musculaires à disposition radialre viennent s'insérer sur lui. L'ensemble constitue un puissant *jabot aspirateur* permettant l'ingestion des sucs que l'animal extrait de ses proies par trituration au moyen de ses chélicères, sucs qui sont filtrés en avant des fentes rostrales par cette grille à maille serrée dont nous avons parlé.

Aucune glande salivaire ne débouche dans le stomodeum. Il n'en existe pas chez *Othoes saharae;* un examen histologique de tout le prosoma ne permet pas d'en trouver trace. Il n'en a d'ailleurs jamais été signalé chez les Solifuges.

Source : MNHN, Paris

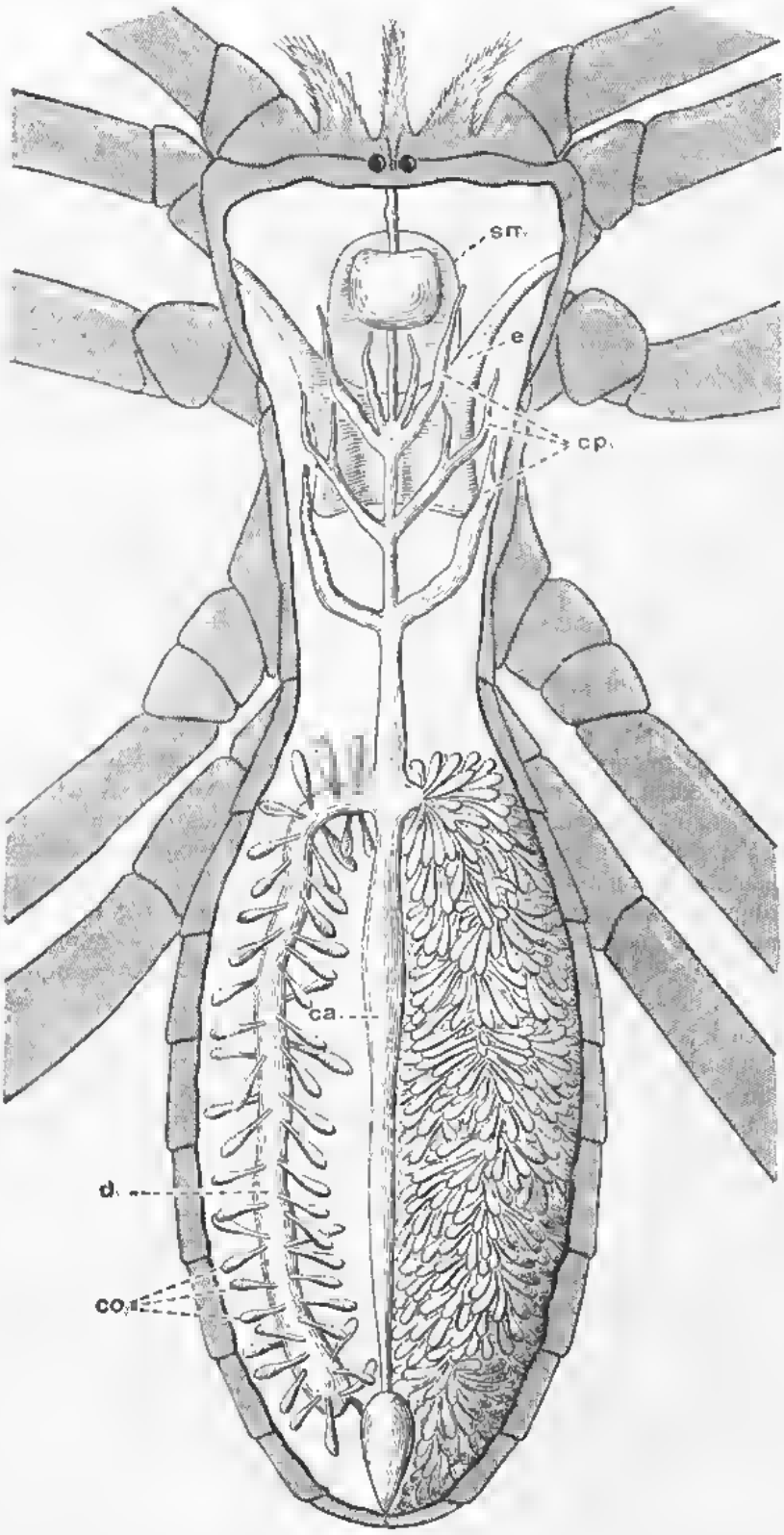


FIG. 28. — Vue d'ensemble du tube digestif d'*Othoes saharae*.
c. : poche cloacale; c. a. : canal axial; c. o. : coecums opisthosomiens; c. p. : coecums prosomiens; d. : diverticule abdominal; e. : endosternite; s. n. : système nerveux.

Source : MNHN, Paris

B. — L'INTESTIN MOYEN.

1° Le canal axial.

Il court en droite ligne de l'œsophage au cloaque et présente deux diverticules abdominaux qui naissent latéralement au niveau du segment génital et s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen où ils se terminent en cul-de-sac; ils sont intimement accolés tout le long de leur trajet à deux gros troncs trachéens longitudinaux. La partie prosomienne du canal axial possède la même structure que les coecums qu'elle porte. Sa partie opisthosomienne, ainsi que les deux diverticules, sont constitués par une fine basale tapissée d'un épithélium régulier, à cellules très serrées et relativement hautes ne présentant aucun caractère sécréteur ou assimilateur.

Sur son trajet prosomien, le canal axial porte quatre paires de longs et vastes coecums. Sur son trajet opisthosomien, il n'en porte aucun, mais ses deux diverticules latéraux en portent des centaines, courts et massués, orientés dans tous les sens et qui constituent autant d'*acini*. Hors de la période de maturité sexuelle, ils occupent quasiment tout l'abdomen.

2° Les coecums prosomiens.

Ils sont au nombre de quatre paires, de développement inégal; ceux de la troisième paire sont bifides (voir fig. 28). Leur structure varie selon qu'on considère le corps du coecum ou son extrémité. Près de celle-ci, sa paroi est constituée d'une double basale très plissée dont les deux épais feuillets enserrent une couche de cellules d'aspect conjonctif auxquelles est mêlé un fin réseau de fibres musculaires. Si on suit le coecum en se rapprochant du canal axial, on voit disparaître la basale externe cependant que l'interne se réduit à une *tunica propria* très mince, la couche conjonctivo-musculaire persistant avec un développement variable; la distension souvent considérable du coecum par le fluide alimentaire fait qu'elle peut manquer presque entièrement par endroits, du fait de son étirement.

En l'absence de cellules basales, les cellules digestives reposent directement sur la *tunica propria*. Elles sont toutes du même type : ce sont des *cellules à ferments*. Etroites et hautes, elles peuvent atteindre une hauteur de 100 à 150 μ (voir pl. XVI, fig. 2). Le noyau, sphérique, à chromatine dense et régulière, est relativement très petit, d'un diamètre de 5 μ environ; pendant l'activité élaboratrice de la cellule, il ne rejette pas dans le cytoplasme de matériel nucléolaire, comme c'est le cas chez les Aranéides (MILLOT, 1926) : son aspect ne change pas quel que soit le stade de sécrétion des ferments. Celle-ci débute à la base de la cellule, au voisinage du noyau, par l'apparition de gouttelettes acidophiles groupées en amas, qui grossissent pendant que la cellule s'allonge; elles sont finalement rejetées dans la lumière du coecum où on en trouve en abondance appréciable. Par contre, on ne trouve jamais de produits de déchets dans le contenu alimentaire des coecums prosomiens (1), dont le rôle est manifestement réduit à la production de ferments; ils ne sont le siège d'aucune assimilation.

(1) Si ce n'est dans les deux ou trois jours qui précèdent l'exuviation. Les coecums prosomiens ont alors cessé toute activité et leur contenu provient des coecums opisthosomiens, dans lesquels l'assimilation est très avancée.

Source : MNHN, Paris

3° Les coecums opisthosomiens.

Portés par les deux diverticules abdominaux du canal axial, ils sont au nombre d'environ deux cents et mesurent à peu près 2 mm de long. Comme ceux du prosoma, ils sont susceptibles d'une importante distension et représentent de véritables réservoirs alimentaires.

Les cellules digestives reposent sur une *tunica propria* revêtue d'une assise discontinue de cellules basales petites et plates. Là encore, les cellules digestives sont toutes du même type, mais cette fois, il s'agit de *cellules absorbantes* (voir pl. XIV, fig. 3). Nettement moins hautes que les cellules à ferments des coecums prosomiens, elles ne dépassent pas 80 μ de hauteur. Elles sont pourvues d'un petit noyau de 5 à 6 μ de diamètre, à contour irrégulier et chromatine dense, sans nucléole apparent. Leur cytoplasme contient en abondance de gros globules de taille constante qui évoluent en se désagrégeant pour donner plusieurs résidus amorphes ou cristallins qui se répandent dans la cellule avant d'être rejetés dans la lumière du coecum. Celle-ci contient d'une part du fluide alimentaire comme on en trouve dans les coecums prosomiens, d'autre part des produits de déchet non colorables, amorphes ou cristallins, plus ou moins abondants. Jamais on n'y rencontre de gouttelettes acidophiles comme dans le cas des coecums prosomiens.

C. — L'INTESTIN POSTÉRIEUR.

Il est représenté par une poche cloacale très extensible et contractile (elle peut occuper jusqu'à la moitié de l'abdomen). Sa paroi est constituée d'un épithélium banal, très plat, très plissé, tapissé extérieurement d'une couche de fibres musculaires annulaires et intérieurement d'un fin revêtement chitineux. Le cloaque des Solifuges ne possède manifestement pas la fonction excrétrice dont est doué celui des Aranéides (Millot, 1926). Ses cellules ne sont pas « ciliées » et ne contiennent jamais d'enclaves.

La poche cloacale ne contient jamais que des produits de déchets, incolorables histologiquement. Les excréments qu'ils constituent sont rejetés sous une forme très visqueuse et se solidifient très vite à l'air libre.

D. — LA DIGESTION.

Le tube digestif présente un cycle d'activité qui découle directement du cycle d'activité générale du Solifuge et de son mode de nutrition. L'animal, aussitôt après la *reprise d'activité*, entreprend de se nourrir avec une grande voracité. Il consomme les proies les unes après les autres, dans toute la mesure où il en a l'occasion. En élevage, si on lui fournit de la nourriture de façon continue, il l'ingère sans pratiquement observer de pause. Il accumule ainsi dans ses diverticules intestinaux, tant prosomiens qu'opisthosomiens, en un temps qui peut être très court (un jour ou deux), une quantité considérable de fluide alimentaire qui représente un véritable « stock ». Après quoi, il cesse de s'alimenter *(refus de nourriture)* et les processus digestifs se déroulent alors, s'étendant sur une longue période (un mois environ).

Source : MNHN, Paris

Nous envisagerons tout d'abord l'éventualité d'une digestion externe. Nous l'avons vu, il n'existe pas de glandes salivaires chez *Othoes saharae;* une digestion externe ne pourrait donc se faire que par régurgitation du suc gastrique sécrété par les coecums prosomiens. Cette hypothèse paraît peu plausible, car il y aurait surtout, en fait, régurgitation du fluide alimentaire précédemment ingéré. Par ailleurs, de longues observations d'animaux prenant leur nourriture ne nous ont jamais donné à penser que de telles régurgitations avaient lieu. Il est vrai que de telles observations sont difficiles du fait de la disposition des chélicères. Cependant il nous paraît que s'il se produisait au cours du repas des mouvements antipéristaltiques témoignant d'une régurgitation, ils se remarqueraient tout aussi bien que les mouvements péristaltiques accompagnant l'ingestion. En définitive, il semble bien que l'animal aspire une bouillie composée des tissus de la proie, finement dissociés par l'action des chélicères et mis en suspension dans les humeurs même de la proie. Une digestion externe ne semble, de surcroît, nullement nécessaire pour l'élaboration du fluide digestif aspiré par le rostre.

Ce sont les coecums prosomiens qui entrent les premiers en activité si l'on considère un cycle d'intermue. Lors de l'*exuviation*, leurs cellules sont extrêmement basses et totalement inactives, constituant un très mince plaquage contre la *tunica propria*. Les coecums prosomiens sont alors entièrement emplis d'air ingéré, qui apparaît sur coupes sous forme de grosses bulles refoulant le peu de fluide alimentaire encore présent. Ces bulles se retrouvent dans le canal axial jusque dans la partie moyenne de l'abdomen, mais non dans les diverticules. Au moment de la *reprise d'activité*, les cellules des coecums prosomiens, reconstituées, mais d'une hauteur relativement faible, redeviennent peu à peu actives. Leur période de pleine activité va du *refus de nourriture* à l'*adoption de la posture de mue*.

Les coecums opisthosomiens, assimilateurs, deviennent actifs sensiblement plus tard que les prosomiens, lorsque les ferments de ces derniers ont commencé la digestion du fluide alimentaire. Par contre, ils restent actifs plus longtemps et n'achèvent leur fonction que deux ou trois jours après l'exuviation.

Quant aux émissions d'excréments, il y en a généralement une ou deux pendant la période d'engourdissement, et une autre, toujours importante, lors de l'exuviation, à l'occasion de laquelle le revêtement tégumentaire cloacal est rejeté ainsi que le contenu du cloaque.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

On considérera ici le cycle d'intermue à partir de la *reprise d'activité* et on suivra son déroulement, représenté de façon schématique dans la fig. 25, en notant au fur et à mesure les modifications *directement* perceptibles dans le comportement de l'animal ainsi que les phénomènes *histologiquement* perceptibles affectant les organes et tissus.

Puis on confrontera ces deux ordres d'observations en essayant de les interpréter.

A. — LE DÉROULEMENT DU CYCLE D'INTERMUE :

ESSAI DE SYNTHÈSE.

Six à huit jours après l'exuviation, le Solifuge entre dans sa *période d'activité*. C'est pendant celle-ci qu'il se présente sous un jour qu'on pourrait définir comme son « état normal », considérant qu'il est alors pleinement actif, exploitant au maximum les possibilités que lui confèrent sa conformation, ses sens et ses instincts, et par opposition à l'état d'infirmité plus ou moins accusée dans lequel il se trouvera par la suite.

L'animal manifeste pendant cette période une très grande vivacité et des réflexes très rapides et très sûrs. Il est très agressif et d'une voracité extrême. Il présente un rythme d'activité nycthéméral et chasse à courre pendant la nuit. Il se nourrit sans discontinuer, dévorant l'une après l'autre les proies qu'il capture ou qu'on lui offre. Il accumule ainsi dans ses coecums digestifs prosomiens et opisthosomiens une grande quantité de fluide alimentaire. Au bout d'un laps de temps plus ou moins long, et qui peut être très court (deux ou trois jours), l'abdomen parvient à son état de réplétion maximum et l'animal cesse de se nourrir : c'est le stade du *refus de nourriture*.

C'est aussi le moment où se produisent deux phénomènes qui ont pour siège le système nerveux et se déroulent très vite, à peu près en même temps : ils ne peuvent s'observer que pendant 24 à 48 h à une température d'élevage de 40 °C.

Le premier de ces phénomènes concerne la névroglie. Il débute par l'apparition, dans toute la masse nerveuse, de gliosomes groupés en petits amas étoilés, qui se colorent intensément par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique et sont P.A.S.-positifs. Quelques heures plus tard, ces images sont remplacées par d'autres qui montrent dans les zones corticales de fins granules originaires des territoires neurogliaux migrant entre les neurones pour emprunter aussitôt la voie axonique; cependant, dans tous les neuropiles, un produit relativement abondant s'écoule le long des axones en cheminant à la manière des produits de neurosécrétion pour quitter la masse nerveuse en suivant les nerfs.

Source : MNHN, Paris

Le second de ces phénomènes est constitué par la neurosécrétion cérébrale. Il existe chez *Othoes saharae* une voie neurosécrétrice céphalique très comparable à celle des Opilions et des Acariens : un groupe pair et un groupe impair de cellules neurosécrétrices situées dorsalement, au voisinage du *corps central* sont reliés par leurs axones à des organes neuro-hémaux d'accumulation qui ne sont autres que la région de la couche cellulaire du neurilemme située à la jonction du cerveau et de la masse sous-œsophagienne, le long de septums qui pénètrent à ce niveau la masse nerveuse. Au moment du *refus de nourriture*, les cellules neurosécrétrices de cet ensemble manifestent une activité intense, mais très brève. A tout autre moment du cycle d'intermue, elles ne présentent par contre aucune activité.

Le *refus de nourriture* marque le début d'une longue période, la plus longue du cycle : elle dure une vingtaine de jours à une température de 40 °C. Nous l'avons nommée *période d'engourdissement*, car elle est caractérisée, du point de vue du comportement du Solifuge, par une apathie croissante. L'animal repu cesse de chasser la nuit; le rythme nycthéméral est aboli. Les processus digestifs qui commencent à se dérouler (intense activité diastasique des coecums prosomiens, puis activité assimilatrice des coecums opisthosomiens) semblent absorber entièrement le Solifuge qui perd rapidement de son agressivité et de son excitabilité.

Au bout d'une dizaine de jours, l'observation histologique montre que les muscles prosomiens et appendiculaires commencent à subir une lente dédifférenciation, toute la substance fibrillaire se détruisant peu à peu. Les mouvements du Solifuge deviennent de plus en plus difficiles. Encore une dizaine de jours et la lyse des myofibrilles devient à peu près complète, entraînant une paralysie totale de l'animal. Or, à ce moment, l'hypoderme commence à se détacher du tégument et à se rétracter par rapport à lui, ce qui provoque des coutraintes internes auxquelles la Galéode paralysée ne peut résister : sous leur empire, elle adopte une posture caractéristique qu'elle conservera jusqu'à l'exuviation. Ainsi s'achève la période d'engourdissement marquée, dans ses derniers jours, par l'activité des cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes.

L'instauration de cette *posture de mue*, comme le *refus de nourriture*, constitue pour le Solifuge un événement marquant, et pour l'observateur, un point de repère caractérisé qui inaugure une nouvelle période du cycle d'intermue : la période de *paralysie*, qui durera huit à dix jours.

La rétraction à l'intérieur de l'ancienne cuticule se poursuit et s'accentue, cependant que cette dernière subit une digestion très poussée qui provoque son flétrissement. Par ailleurs, de nombreux phénomènes organiques se produisent qui confèrent à la période de paralysie un caractère de crise physiologique.

Dès le début de cette période, quatre « glandes neurales » situées dans le cerveau entrent pour quelques jours en activité. Ces glandes, homologues des « organes infra-cérébraux » des Péripates, dérivent d'*organes ventraux* embryonnaires homologues de ceux des Pycnogonides et des Myriapodes. Elles élaborent un produit de sécrétion colorable par la fuchsine paraldéhyde et l'hématoxyline chromique après oxydation permanganique.

D'autre part, les hématocytes cyanophiles voient leur nombre augmenter considérablement. Ils envahissent l'organisme tout en sécrétant d'abondantes

Source : MNHN, Paris

inclusions rhabdiformes qui finissent par occuper toute la cellule. Ces inclusions, constituées de mucopolysaccharides neutres, sont libérées dans le sang par autolyse des globules.

Les glandes coxales sont également le siège de phénomènes remarquables. Leur *labyrinthe* subit une dédifférenciation par perte de la haute striation basale de ses cellules (cytomembranes selon toute vraisemblance) cependant que les noyaux augmentent de taille et migrent vers la base des cellules ainsi que le chondriome. Leur *segment muqueux*, totalement inactif le reste du temps, manifeste pendant deux ou trois jours une activité intense. Ses cellules effectuent un seul cycle sécrétoire, au cours duquel elles élaborent une importante quantité de mucopolysaccharides neutres dont on n'observe pas le passage dans la lumière de la glande.

De nombreuses cellules gliales astrocytaires de la masse nerveuse élaborent, elles aussi, d'abondantes inclusions identiques à celles des hématocytes cyanophiles. Peu après, on constate que tout le tissu glial contient en abondance (sauf après action de la salive) un matériel P.A.S.-positif pulvérulent qui se retrouve finalement dans les neuropiles. Un tel matériel glucidique se rencontre également en quantités importantes dans les cellules, devenues très hautes, de tout l'hypoderme. Le sang et les basales présentent au même moment une intense réaction P.A.S.-positive.

Les néphrocytes, de leur côté, accumulent de très abondants produits de déchet.

Alors survient l'*exuviation;* elle marque le début de la dernière période du cycle d'intermue : la *période de rétablissement*, qui prendra fin au bout de huit à dix jours quand l'animal redeviendra actif.

Du point de vue comportement, l'animal semble se remettre d'une épreuve. Il adopte une attitude recroquevillée et remue très peu. Ses réactions sont lentes et faibles, mais deviennent progressivement plus vives.

Du point de vue organique, cette période est marquée essentiellement par la reconstitution des muscles, qui demande plusieurs jours, et par le durcissement des téguments. Par ailleurs, le labyrinthe des glandes coxales reconstitue les plissements basaux de ses cellules, cependant que prend fin, dans les coecums digestifs opisthosomiens, l'assimilation de la nourriture ingérée un mois auparavant.

B. — DISCUSSION.

De l'étude du cycle d'intermue, il ressort immédiatement que la période de vie active est relativement très brève. Les processus de mue en occupent une part largement prépondérante, qui peut, dans un cas limite, en représenter les neuf dixièmes.

En effet, il faut considérer que ces processus débutent avec la neurosécrétion cérébrale, qui se produit au moment du *refus de nourriture* et déclenche selon toute vraisemblance le déroulement de la mue, ainsi d'ailleurs que chez les Insectes et, indirectement, chez les Crustacés Malacostracés. La preuve en est qu'aux approches de la diapause, quand cessent les mues, la neurosécrétion cérébrale n'a pas lieu, même si sont remplies toutes les conditions dans lesquelles elle se produit habituellement (nutrition, température).

Source : MNHN, Paris

Il y a tout lieu de penser que les cellules neurosécrétrices cérébrales se trouvent stimulées par la réception d'un signal dont l'origine réside dans les pressions subies par les parois du corps (de l'abdomen surtout), distendues à la suite de l'ingestion d'une grande quantité de nourriture. L'existence d'un tel mécanisme est admise chez *Rhodnius prolixus*, des récepteurs sensoriels sous-tégumentaires servant de relai au stimulus; elle est tenue pour probable chez les Crustacés, la réplétion de l'hépato-pancréas mettant sans doute en jeu une chaine de réflexes.

La longueur du délai séparant la neurosécrétion cérébrale du premier symptôme de la mue (le début de la lyse des muscles) n'est pas de nature à infirmer que le second phénomène soit déterminé par le premier. Outre que ce délai n'est pas excessif (une dizaine de jours à 40 °C), il faut considérer que la digestion doit avoir le temps de s'effectuer, et aussi que les muscles sont certainement affectés par les premières atteintes du processus de dédifférenciation bien avant qu'on ne puisse le déceler histologiquement. Le laps de temps qui s'écoule entre le dernier repas et l'exuviation est finalement du même ordre, à la température optima, pour *Othoes saharae* (28 jours) et pour *Rhodnius prolixus* (12 à 28 jours). D'ailleurs, le fait qu'*Othoes saharae* ne recommence jamais à s'alimenter après avoir passé le stade du *refus de nourriture* et qu'il finit toujours par muer, une fois ce cap franchi, sans avoir repris la moindre nourriture (en dépit de toutes les tentatives de lui en faire accepter), prouve bien aussi que la neurosécrétion cérébrale qui suit immédiatement le dernier repas a une action décisive et irréversible dans le déterminisme de la mue.

En ce qui concerne le phénomène dont les gliosomes sont le siège dans les heures qui précèdent la neurosécrétion cérébrale, et qui se termine par l'écoulement le long des axones d'un abondant matériel évacué par les nerfs périphériques, il demeure à nos yeux des plus énigmatiques. Du moins ses rapports avec la mue sont-ils certains car, à l'instar de la neurosécrétion cérébrale, il ne se produit aucunement aux approches de la diapause, dans les conditions où il intervient habituellement de la façon la plus constante.

Quant à la neurosécrétion sous-œsophagienne, nous ne sommes pas en mesure de lui attribuer une signification. Nous l'avons observée assez rarement, et il n'est pas certain qu'elle se cantonne rigoureusement au moment du cycle auquel nous l'avons constatée.

Il n'en est pas de même des *glandes neurales*. Ces glandes intracérébrales, dérivées d'organes ventraux embryonnaires, ne sont manifestement fonctionnelles que pendant une période bien précise, d'ailleurs très brève, qui se situe aux abords de l'*adoption de la posture de mue*. Le début de leur activité s'observe peu après que la lyse des muscles soit devenue histologiquement perceptible, et précède l'ensemble des phénomènes qui affectent divers organes et tissus au cours de la *période de paralysie*. Il est hors de doute dans ces conditions que l'activité de ces glandes revêt une signification précise et joue un rôle essentiel dans la mue. Faut-il parler à leur propos de « glande de mue » et leur attribuer le même rôle que celui joué par la « glande ventrale » ou la « glande prothoracique » chez les Insectes et l' « organe Y » chez les Crustacés ? Il faudrait pour cela que l'expérimentation apporte des preuves décisives. Malheureusement, les interventions chirurgicales sont très difficiles chez les Arachnides et nos propres tentatives ont échoué. Néanmoins, cette hypothèse est très plausible et mérite de constituer la base de nouvelles recherches.

Source : MNHN, Paris

Il est exclu, toutefois, que la lyse des muscles soit sous le contrôle des glandes neurales, car ses prémices sont antérieurs à l'activité de ces dernières. Elle serait alors directement provoquée par la neurosécrétion cérébrale, au même titre que la réactivation des glandes neurales.

Parmi les phénomènes internes qui se produisent après la sécrétion des glandes neurales, il faut citer en premier lieu la séparation qui intervient entre l'ancien tégument et l'hypoderme, dont les cellules augmentent de taille. Mais à côté de ce phénomène banal qui constitue la première définition de la mue, s'en produisent plusieurs autres qui confèrent à la *période de paralysie* un caractère de crise physiologique importante.

Nous parlerons tout d'abord de ceux qui ont trait aux fonctions excrétrices. Les transformations qui affectent toutes les cellules du labyrinthe de la glande coxale (perte des plissements basaux ou « bâtonnets », migration du noyau et du chondriome), doivent certainement être interprétées comme une modification importante dans les fonctions du labyrinthe. Il est vraisemblable que pendant et peu après la *période d'activité* (alors que l'animal triple ou quadruple son poids par l'absorption d'une nourriture très aqueuse), le labyrinthe joue un rôle de régulation osmotique tout à fait différent de celui qu'il jouerait pendant la *période de paralysie* et qui serait essentiellement excréteur. Il faut noter que c'est à ce moment qu'on observe dans les cellules du labyrinthe d'abondantes inclusions P.A.S.-positives qui évoquent celles qu'on trouve dans les tubes de MALPIGHI. Par ailleurs, l'accumulation considérable de substances de déchet dont les néphrocytes sont le siège au cœur de la période de paralysie donne également à penser que la fonction excrétrice s'intensifie à ce moment. La recrudescence du taux de produits de catabolisme est sans doute à imputer pour une grande part à la lyse des muscles, à la digestion (très poussée) de l'ancien tégument, et à la destruction d'un grand nombre d'hématocytes cyanophiles.

Un autre phénomène remarquable qui ressort de l'étude histophysiologique d'*Othoes saharae* pendant la période de paralysie, consiste en une production très importante par l'organisme de mucopolysaccharides neutres. Celle-ci est le fait de deux formations bien distinctes : le *segment muqueux* de la glande coxale et les *hématocytes cyanophiles*. En ce qui concerne ces derniers, il ne fait pas de doute que le produit de sécrétion est rejeté dans le sang par aulodestruction des globules. Nous considérons qu'il en est de même du produit élaboré par le segment muqueux et que les polysaccharides en provenance des deux formations représentent un matériel énergétique ainsi que des matériaux de base destinés aux synthèses que l'organisme se trouve appelé à effectuer : reconstitution des muscles, élaboration du nouveau tégument. Dans ces conditions, le segment muqueux jouerait un rôle physiologique totalement indépendant de celui des autres segments de la glande coxale, ce qui nous paraît, à tout prendre, beaucoup plus plausible que l'hypothèse d'une fonction liée à celles du labyrinthe et du saccule, et qu'il est bien difficile de préciser de façon convaincante.

La position que nous adoptons ici, selon laquelle les polysaccarides du segment muqueux seralent utilisés par l'organisme pour ses synthèses, est corroborée par le fait qu'aussitôt après l'activité du segment muqueux, on constate dans tout l'hypoderme, ainsi que dans la névroglie, la présence d'un très abondant matériel glucidique, cependant que le sang lui-même présente une intense réaction P.A.S.-positive.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, il faut noter l'importance exceptionnelle que revêt la mue pour un Solifuge vivant dans des conditions favorables à son développement. Quelques jours d'activité, qui peuvent se réduire à deux ou trois et sont consacrés à une consommation effrénée de nourriture, sont suivis par plus d'un mois d'une vie végétative marquée par une violente crise physiologique.

On est fort tenté de voir dans cette longue crise physiologique que représente la mue chez les Solifuges actuels, le reflet de l'épreuve difficile que devait constituer autrefois la mue pour les Arthropodes, lorsque celle-ci était pour eux le moyen, non seulement de leur croissance, mais encore de leur évolution. La longue durée des processus de mue, les dédifférenciations d'organes qui l'accompagnent, la dostruction très poussée de l'ancien tégument, le donnent à penser. Le changement de cuticule devait revêtir une difficulté beaucoup plus grande que chez la grande majorité des Arthropodes actuels, et la lyse périodique des muscles était sans doute la condition de leur plasticité évolutive.

Les Solifuges apparaissenl, dans cette optique, comme de véritables fossiles vivants qui ont gardé l'empreinte du passé non seulement dans leurs formes, mais dans leur biologie et leur physiologie.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AMITAI (P.), LEVI (G.), SHULOV (A.), 1962. — Observations on mating in a Solifugid *Galeodes sulfuripes* Roewer. *Bull. Res. Counc. Israël*, Section B, Zoology, **11**, pp. 156-159.

ARVY (L.), 1953[a]. — Données histologiques sur la leucopoïèse chez quelques Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, pp. 45-59.

ARVY (L.), 1953[b]. — Contribution à l'étude de la leucopoïèse chez quelques Diptères *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, pp. 159-171.

ARVY (L.), 1954. — Données sur la leucopoïèse chez *Musca domestica L. Proc. Ent. Soc. London*, A., **29**, pp. 39-41.

AUBER (M.), 1963. — Reproduction et croissance de *Buthus occitanus* Am. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12[e] série, **5** (2), pp. 273-285.

BADONNEL (A.), 1963. — Sur quelques particularités anatomiques des organes infra-cérébraux de Péripates caraïbes (Onychophores). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2[e] série, **36**, (3), pp. 275-290.

BALFOUR (F. M.), 1883. — The anatomy and development of *Peripatus capensis*. *Quart. Journ. Microsc. Sci.*, 3[e] série, **23**, pp. 214-259.

BARROIS (J.), 1896. — Mémoire sur le développement des *Chelifer*. *Rev. Suisse Zool.*, **3**, pp. 461-498.

BIRULA (A.), 1893-94. — Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. *Biol. Centralbl.*, **11**, pp. 295-300.

BONNET (P.), 1930. — La mue, l'autotomie et la régénération chez les Araignées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **49** (2), pp. 237-700.

BRAUER (A.), 1895. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Z. Wiss. Zool.*, **57** (3), pp. 351-435.

BUXTON (D. H.), 1913. — Coxal glands of the Arachnids. *Zool. Jahrb. Jena*, suppl. 11, pp. 231-282.

CAULFIELD (J. B.) et TRUMP (B. F.), 1962. — Correlation of ultra-structure with function in the rat kidney. *Amer. Journ. Pathol.*, **40**, p. 199.

CAZAL (P.), 1948. — Les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes (Etude morphologique). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 32, pp. 1-227.

CHAUDONNERET (M. J.), 1950. — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* Packard, Insecte Aptérygote Thysanoure. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 11[e] série, XII, pp. 145-302.

CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.), 1961[a]. — Some aspects of the physiology and behaviour of *Galeodes arabs*. *Ent. exp. appl.*, **4**, pp. 257-263.

CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.), 1961[b]. — Observations on the natural history of the « camel-spider », *Galeodes arabs* C. L. Koch in the Sudan. *Ent. Month. Mag.*, **97**, pp. 145-152.

CRONEBERG (A.), 1887. — Über ein Entwicklungsstadium von *Galeodes*. *Zool. Anz.*, **10**, pp. 163-164.

DAKIN (W. J.), 1922. — The infra-cerebral organs of *Peripatus*. *Quart. J. microsc. Sci. London*, **66**, pp. 409-417.

DAWYDOFF (C.), 1928. — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson Paris.

DEEVEY (G. B.), 1941. — The blood-cells of haïlian *Tarantula* and their relation to the moulting cycle. *J. morphol.*, 68, p.. 457-487.

Source : MNHN, Paris

Dogiel (V.), 1913. — Embryologische Studien an Pantopoden. *Zeit. wiss. Zool.*, **107**, pp. 575-741.

Doble (W.), 1964. — Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) Im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zool. Jahrb. Anat.*, **81**, pp. 241-310.

Dufour (L.), 1861. — Anatomie, physiologie et histoire naturelle des Galéodes. *Mém. Acad. Sci.*, **17**, pp. 345-454.

Fedorow (B.), 1926. — Zur Anatomie des Nervensystems von *Peripatus*. *Zool. Jahrb. Anat.*, **48**, pp. 273-310.

Gabe (M.), 1954. — Données histologiques sur l'appareil digestif des Onychophores. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78**, pp. 141-150.

Gabe (M.), 1955. — Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. *Archiv. Anat. micr. Morphol. exp.* **44** (4), pp. 351-383.

Gabe (M.), 1957. — Données histologiques sur les organes segmentaires des Peripatopsidae (Onychophores). *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **46**, pp. 283-306.

Gagnepain (J. J.), 1956[a]. — Sur la présence d'un segment muqueux dans les tubes de Malpighi de quelques Odonates. *C. R. Acad. Sci.*, **242**, pp. 2777-2779.

Gagnepain (J. J.), 1956[b]. — Données cytologiques et histochimiques sur les tubes de Malpighi des Odonates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **81**, pp. 395-410.

Grandjean (F.), 1956. — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale* (Acarien Erythroïde). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **125**, pp. 135-152.

Grandjean (F.), 1959. — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale* (Acarien, Erythroïde). Deuxième partie. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **128**, pp. 159-177.

Henry (L. M.), 1953. — The nervous system of the Pycnogonids. *Microent, U.S.A.*, **18**, (1), pp. 16-36.

Heymons (R.), 1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Bibliotheca Zool.*, XIII, pp. 1-244.

Heymons (R.), 1902. — Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. *Abh. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, pp. 1-65.

Heymons (R.), 1904. — Über die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Solifugen. *C. R. 6e Congr. intern. Zool. Berne*, pp. 429-436.

Holm (A.), 1947. — On the development of *Opilio parietinus* Deg. *Zool. Bidrag f. Uppsala*, **25**, pp. 409-422.

Hufnagel (A.), 1918. — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella*). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **57**, pp. 47-202.

Jézéquel (J. F.) et Junqua (C.), 1965. — Les Araignées du Grand Erg Occidental (Sahara Algérien). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2e série, **37**, (6).

Juberthie (C.), 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéléol.*, **19**, (1), pp. 1-238.

Juberthie (C. et L.), 1964. — Sur la neurosécrétion et la reproduction d'un Palpigrade souterrain. *Speluncа Mem.*, **3**, pp. 185-189.

Junqua (C.), 1958. — Observations préliminaires sur la mue et la croissance chez les Solifuges. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **83**, (2/3), pp. 262-263.

Junqua (C.), 1961. — Etude de l'organe adhésif des Solifuges. *Bull. Soc. Hist Nat. Afr. N.*, **52**, pp. 118-124.

Junqua (C.), 1962. — Données sur la reproduction d'un Solifuge : *Othoes saharae* Panouse. *C. R. Acad. Sci.*, **255** (20), pp. 2673-2675.

Junqua (C.), 1963. — Sur l'existence de glandes endocrines protocérébrales chez *Othoes saharae* Panouse (Arachnides, Solifuges). *C. R. Acad. Sci.*, **258**, pp. 3762-3765.

Source : MNHN, Paris

KÄSTNER (A.), 1933. — Solifugae *in* KÜKENTHAL. *Handbuch der Zool.*, **3**, 2e partie, pp. 193-299.

KASTNER (A.), 1952a. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Telyphonus caudatus* L. (Pedipalpi). 3 Teil : die Entwicklung des Zentralnervensystem. *Zool. Jahrb. Anat. Ont.*, **71**, (1), pp. 1-55.

KASTNER (A.), 1952b. — Zur Entwicklungsgeschichte der Prosoma der Solifugen. *Zool. Anz.*, **148**, pp. 1-10.

KÄSTNER (A.), 1952c. — Über zwei Entwicklungsstadien von Solifugen. *Zool. anz.*, **149**, pp. 8-20.

KENNEL (J.), 1888. — Entwicklungsgeschichte von *Peripatus edwarsi* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp., II. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, **8**, pp. 1-93.

KEW (H. E.), 1929. — On the external features of the development of the Pseudoscorpions : with observations on the ecdysis and notes on the immature forms. *Proc. Zool. Soc. London*, **1**, (III), pp. 33-38.

KOLLMANN (A. M.), 1908. — Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Masson. Paris.

KOVALEVSKY (A.), SCHULGIN (M.), 1886. — Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Biol. Centralblatt*, **VI**, (17), pp. 525-532.

LAWRENCE (R. F.), 1947. — Some observations on the eggs and newly-hatched embryos of *Solpuga hostilis* White. *Proc. Zool. Soc. London*, **117**, pp. 429-434.

LAWRENCE (R. F.), 1965. — Two new Solifugae (Arachnida) from algerian North Africa. *Bull. Mus. Hist. nat.* 2e série, **37**, (6).

LEGENDRE (R.), 1959 — Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12e série, **1**, (3), pp. 339-473.

L'HELIAS (C.), 1953. — L'organe leucopoïétique des Ténithrèdes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, pp. 76-83.

MANTON (S. M.), 1949. — The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of the Arthropoda. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, B., **233**, pp. 483-580.

MANTON (S. M.), 1960. — Concerning head development in the Arthropods. *Biol. Rev.*, **35**, pp. 265-282.

MARTOJA (R.), 1956. — Mise en évidence d'une sécrétion muqueuse dans les tubes de Malpighi de quelques Orthoptères et d'un Phasmoptère. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81**, pp. 172-173.

MATHEW (A. P.), 1956. — Embryology of *Heterometrus scaber*. *Zool. Mem. Univ. Travancore, Trivandrum*, **1**, pp. 1-96.

MILLOT (J.), 1926. — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Suppl. Bull. Biol. Fr. Belg.*, **8**, pp. 1-238.

MORGAN (T. M.), 1891. — A contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonids. *Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ., Baltimore*, **5**, pp. 1-72.

MORITZ (M.), 1959. — Zur Embryonalentwicklung der Phalangiden. II. Die Anlage und Entwicklung der Coxaldrüse. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog.*, **77**, pp. 229-240.

NABERT (A.), 1913. — Die Corpora allata der Insekten. *Z. Wiss. Zool.*, **104**, pp. 181-358.

NAISSE (J.), 1959. — Neurosécrétion et glandes endocrines chez les Opilions. *Arch. Biol.*, **70**, (2), pp. 217-264.

ÖGEL (S.), 1959. — Observations on a probable blood-forming (leucopoietic) tissue in *Locusta migratoria* phase *danica* (Orthoptera, Acrididae). — *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, série B, **24**, (1-2), pp. 55-72.

PANOUSE (J. B.), 1959. — Un nouveau Solifuge saharien : *Othoes saharae* (Galeodidae). *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, **39**, pp. 175-184

Source : MNHN, Paris

PANOUSE (J. B.), 1964. — Révision du genre *Othoes* (Solifuga, Galeodidae). ***Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 44**, (3/4).

PAPPENHEIM (P.), 1903. — Beiträge zur Kenninis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Cl. ***Zeit. Wiss. Zool.*, 74**, pp. 109-154

PATTEN (W.), 1889. — Segmental sense-organs of Arthropods *J. Morphol.*, II, pp. 600-602.

PEASE (D. C.), 1956. — Infolded basal plasma membranes found in epithelia noted for their water transport. ***Journ. biophi. biochem. Cytol.*, U.S.A., 2**, (4), Suppl., pp. 203-208.

PEREYASLAWZEWA (S.), 1901. — Développement embryonnaire des Phrynes. ***Ann. Sci. Nat. Zool.*, 8**e série, XIII, pp. 117-304.

PEREZ (C.), 1902. — Contribution à l'étude des métamorphoses. ***Bull. Sci. Fr. Belg.*, 37**, pp. 195-425.

PEREZ (C.), 1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala*). ***Arch. Zool. Exp. Gén.*, 5**e série, **4**, pp. 1-274.

PEREZ (C.), 1912. — Observations sur l'histolyse et l'histogenèse dans la métamorphose des Vespides. ***Mém. Acad. roy. Belg.***, Cl. des Sc., in-4°, 2e sér., **3**, pp. 9-101.

PFLUGFELDER (O.), 1932. — Über den Mechanismus der Segmentbildung bei Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrrhacus unanros Attems*. *Z.* Wiss. *Zool. Leipzig*, **140**, (4), pp. 650-723.

PFLUGFELDER (O.), 1948. — Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* n. sp. ***Zool. Jahrb. Anat.*, 69**, pp. 443-492.

PIERRE (F.), 1958. — Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. ***Publ. Centre Rech. Sahariennes***, Sér. Biol., **1.**

PLOTNIKOV (W.), 1904. — Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. *Z. Wiss. Zool.*, LXXVI, pp. 333-366.

POYARKOFF (E.), 1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galéruque de l'orme). ***Arch. Anat. Micr.*, 12**, pp. 333-474.

RADAUD (E.), 1919. — L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. ***Bull. Biol. Fr. Belg*, 53**, pp. 1-149.

RASMONT (R.), 1959. — Structure et ultrastructure de la glande coxale d'un Scorpion. ***Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 89**, (2), pp. 239-268.

RHODIN (J.), 1954. — Correlation of ultrastructural organization and function in normal and experimental changed proximal convoluted tubule cells of the mouse kidney. *Karolinska Institutet* (Thèse) Stockholm.

ROEWER (C. F.), 1934. — Solifuga in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. **V,** 4e partie, (4), Leipzig, pp. 1-637.

SANCHEZ (S.), 1954. — Les glandes neurosécrétrices des Pycnogonides. *C. R Acad Sci. Paris*, **239**, pp. 1078-1080.

SANCHEZ (S.), 1958. — Cellules neurosécrétrices et organes infra-cérébraux de *Peripatopsis moseleyi* Wood. (Onychophores) et neurosécrétion chez *Nymphon gracile* (Pycnogonides). ***Arch Zool. exp. gen*, 99**, N. et R., (2), pp. 57-62.

SANCHEZ (S.), 1959. Le développement des Pycnogonides et leurs affinités avec les Arachnides. ***Ann. Zool. exp. gén.*, 99**, pp. 1-101.

SANCHEZ (Y.), SANCHEZ (D.), 1935. — Contribution à l'étude de l'origine et de l'évolution de certains types de neuroglie chez les Insectes. ***Trav. Lab. Biol. Univ, Madrid*, 30**, pp. 299-353.

SCHARRER (B.), 1939. — The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*). *Journ. Comp. Neur.*, **70**, pp. 77-88.

Source : MNHN, Paris

SCHARRER (B.), 1940. — Die Neuroglia der wirbellosen Tiere. *In* Moellendorff's Handbuch der mikroskopischen Anatomie.

SCHIMKEWITSCH (W.), 1906. — Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus*. L. *Z. wiss. Zool.*, **81**, (1), pp. 1-95.

SCHIMKEWITSCH (L. et W.), 1911. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der *Tetrapneumones*. *Bull. Acad. Sci. St. Petersburg*, **5**, pp. 8-10.

SEDGWICK (A.), 1885-1888. — The development of the Cape species of *Peripatus*. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **25**, pp. 449-468; **26**, pp. 175-212; **27**, pp. 467-550.

TIEGS (O. W.), 1940. — The embryology and affinities of the Symphila, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Quart. Journ. micr. Sci.*, **82**, pp. 1-225.

TIEGS (O. W.), 1947. — The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. *Quart. oJurn. micr. Sci.*, **88**, (2), pp. 165-267.

TIEGS (O. W.), MANTON (S.M.), 1958. — The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, **33**, pp. 255-337.

TOURAINE (G.), 1965. — Le développement post-embryonnaire et la neurosécrétion chez *Lepinotus inquilinus* (Heyden) (Psocoptera). Diplôme d'Etudes supérieures; non publié.

TURCHINI (J.), 1923. — Contribution à l'élude de l'histophysiologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. Morphol. exp. gén.*, **18**, Thèse.

VACHON (M.), 1935. — Sur le développement post-embryonnaire des Pseudoscorpions : la mue. *Bull. Sci. Bourgogne*, **V**, pp. 21-29.

VACHON (M.), 1945. — Sur les organes génitaux de quelques Solifuges (Arachnides). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2e série, **17**, (6), pp. 476-482.

VACHON (M.), 1957. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note : Généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **82**, (5-6), pp. 337-354.

VACHON (M.), 1958a. — La larve de *Galeodes arabs* C.L.K. (Arachnide, Solifuge). *C. R. Acad. Sci.*, **246**, pp. 477-480.

VACHON (M.), 1958b. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Deuxième note : Orthognathes *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **83**, (5-6), pp. 429-461.

WEYGOLDT (P.), 1964. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **54**, pp. 1-106.

WEYGOLDT (P.), 1965. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen III. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **55**, (3), pp. 321-382.

WIGGLESWORTH (V. B.), 1937. — Wound healing in an insect (*Rhodnius prolixus*, Hemiptera). *Journ. Exp. Biol.*, XIV, (3), pp. 364-381.

WIGGLESWORTH (V. B.), 1955. — The role of the haemalocyles in the growth and moulting of an Insect, *Rhodnius prolixus*. *Journ. exp. Biol.*, **32**, pp. 649-663

WIGGLESWORTH (V. B.), 1956a. — The functions of the amoebocytes during moulting in *Rhodnius*. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, XVIII, (2), pp. 139-144.

WIGGLESWONTH (V. B.), 1956b. — The haematocytes and connective tissue formation in an Insect, *Rhodnius prolixus*. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **97**, pp. 89-98.

YOSHIKURA (M), 1954. — Embryological studies on the liphistiid spider *Heptathela kimurai*, Part I. *Kumamoto Journ. Sci.*, Série B, Vol. 1, (3), pp. 41-48.

YOSHIKURA (M.), 1955. — Embryological studies on the liphistiid spider *Heptathela kimurai*, Part. II. *Kumamoto Journ. Sci.*, Série B, **2**, (1), pp. 1-63.

YOSHIKURA (M.), 1965. — Postembryonic development of a whipscorpion, *Typopeltis stimpsonii* (Wood). *Kumamoto J. Sci.*, Ser B., Sec. 2, **7**, (2), pp. 21-50.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

PREMIÈRE PARTIE : OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

CHAPITRE I. — ECOLOGIE-ETHOLOGIE 3

A. — L'habitat 3

B. — Le terrier 5

C. — Caractéristiques écologiques de l'abri 7

D. — Tolérances et exigences d'*Othoes saharae* en matière climatique ... 9

E. — Rythmes d'activité chez *Othoes saharae* 10

1° *Rythme nycthéméral* 10

2° *Rythme d'activité en fonction des mues* 11

3° *Rythme saisonnier* 11

F. — Proies et ennemis 12

CHAPITRE II. — LA CROISSANCE 14

A. — La phase larvaire 14

1° *Morphologie externe des larves* 14

2° *L'organogenèse* 16

a) Le système nerveux 16

- Mode de formation du système nerveux chez *Othoes saharae*. 17

• *La chaîne nerveuse ventrale* 17

• *Le cerveau* 19

- La neuromérie 22

• *La chaîne nerveuse ventrale* 22

• *Le cerveau* 22

- Comparaison avec les autres groupes d'Arachnides et certains groupes affines 23

• *La chaîne nerveuse ventrale* 23

• *Le cerveau* 28

- Discussion et tentative de synthèse 30

b) Les glandes coxales 32

c) Le système trachéen 33

d) Le tube digestif 33

e) Les organes latéraux 33

Source : MNHN, Paris

3° *La mue larvaire* 33
a) Du point de vue de la mécanique exuviale 33
b) Du point de vue physiologique 34

B. — La phase nymphale 35

1° *La période juvénile* 35
a) La première mue 35
b) La deuxième mue 35
c) La troisième mue 37

2° *La période achevée* 38

C. — La mue et le cycle d'intermue 40

1° *Période d'activité* 40
2° *Période d'engourdissement* 41
3° *Période de paralysie* 41
4° *L'exuviation* 43
5° *Période de rétablissement* 44
6° *Comparaison avec les autres Arachnides* 44

D. — La mue dans des conditions défavorables 45

E. — L'apparition de l'état adulte 46

F. — La diapause hivernale et la longévité 46

CHAPITRE III. — LA REPRODUCTION 49

A. — Les organes génitaux 49

1° *Le tractus génital femelle* 49
a) La chambre génitale 49
b) Les diverticules sacciformes 50
c) L'utérus 50
d) Les ovaires 50

2° *Le tractus génital mâle* 51

B. — Les caractères sexuels secondaires 52

1° *La femelle* 52
2° *Le mâle* 52
3° *Mode d'apparition des caractères sexuels secondaires* 54

C. — Le rapport numérique des sexes 63

Source : MNHN, Paris

D. — L'accouplement 63

1° *Description* 63

a) L'assaut 64

b) La mise en place de la femelle 64

c) L'insémination 65

2° *Remarques et discussion* 66

3° *Expériences* 68

a) Détection olfactive 68

b) Reconnaissance tactile 68

c) Comportement du mâle face à un immature 69

E. — Devenir des adultes 70

DEUXIÈME PARTIE : RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES

CHAPITRE I. — LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL 73

A. — Configuration des centres nerveux 73

1° *Aspect général* 73

2° *Le cerveau* 74

3° *La masse sous-œsophagienne* 74

B. — Les glandes neurales 74

1° *Description* 75

2° *Physiologie* 76

3° *Origine embryonnaire* 77

4° *Homologies* 77

a) Pycnogonides 78

b) Péripates 78

c) Opilions 78

d) Myriapodes 79

C. — La neurosécrétion 79

1° *La voie neurosécrétrice céphalique* 80

2° *Les cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes* 81

Source : MNHN, Paris

D. — Autres phénomènes sécrétoires 81

1° *Au niveau des gliosomes* 81

2° *Au niveau de toute la névroglie* 82

3° *Au niveau des « cellules gliales sécrétrices »* 83

a) Analyse chromatique du produit de sécrétion 84

b) Colorations signalétiques 84

c) Analyse histochimique 84

d) Basophilie et métachromasie 84

CHAPITRE II. — LES HÉMATOCYTES ET L'HÉMATOPOÏÈSE. LES NÉPHROCYTES 85

A. — Les hématocytes érythrophiles 85

1° *Aspect habituel* 85

2° *Variations* 85

a) Au cours de l'ovogenèse 86

b) Au niveau des lésions accidentelles 87

B. — Les hématocytes cyanophiles 87

1° *Aspect habituel* 87

2° *Variations* 88

C. — Les organes hématopoïétiques 88

D. — Les néphrocytes 89

CHAPITRE III. — LES MUSCLES 91

CHAPITRE IV. — LES GLANDES COXALES 95

A. — Le saccule 95

B. — Le segment muqueux 95

1° *Histophysiologie* 97

2° *Discussion* 98

C. — Le labyrinthe 101

D. — Le canal évacuateur 103

CHAPITRE V. — LE TUBE DIGESTIF ET LA DIGESTION 104

A. — L'intestin antérieur 104

1° *Le rostre* 104

2° *Le pharynx* 104

Source : MNHN, Paris

B. — L'intestin moyen 106

1° *Le canal axial* 106

2° *Les coecums prosomiens* 106

3° *Les coecums opisthosomiens* 107

C. — L'intestin postérieur 107

D. — La digestion 107

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 109

A. — Le déroulement du cycle d'intermue : essai de synthèse 109

B. — Discussion 111

BIBLIOGRAPHIE 115

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 30 Juin 1966.

Printed in France *Le Directeur-Gérant :* Professeur CHABAUD.

59363. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 2e trimestre 1966.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

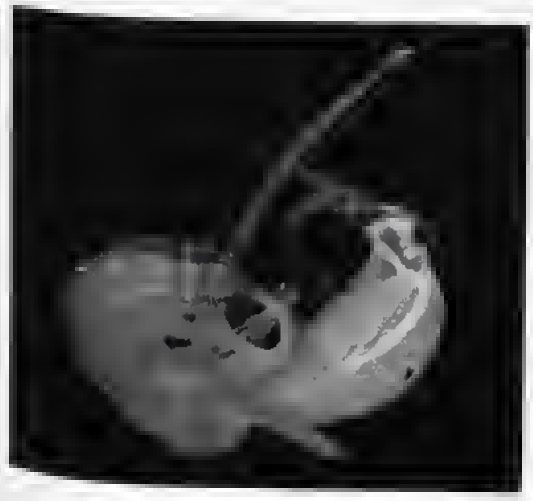
Source : MNHN, Paris

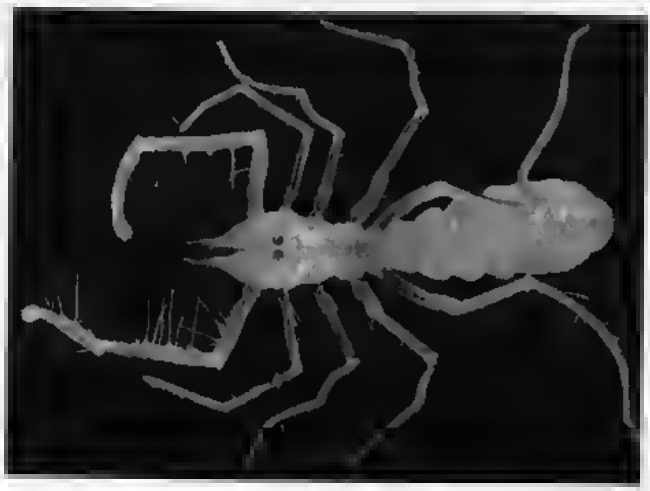
PLANCHE I

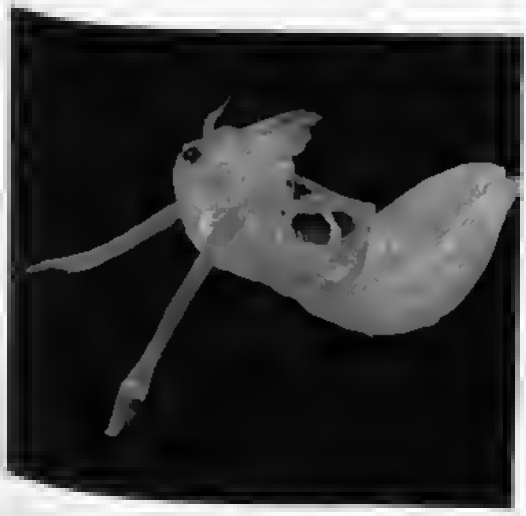
La mue larvaire

1 : la larve peu avant la mue. La rétraction des appendices à l'intérieur de la cuticule larvaire est nettement perceptible; 2 à 5 : phases successives de l'exuviation; 6 : la première nymphe.

Source : MNHN, Paris







BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

La mue nymphale

1 : posture de mue : vue de profil; 2 : posture de mue : vue dorsale; 3 : cinq jours après l'adoption de la posture de mue, la rétraction du corps et des appendices à l'intérieur de l'ancienne cuticule est très appréciable. Le tubercule oculaire apparaît vide; on distingue les yeux par transparence, nettement en retrait; 4 : vingt-quatre heures avant l'exuviation, l'ancien tégument est devenu très mince, frêle et friqué.

Source : MNHN, Paris

1

2

3

4

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

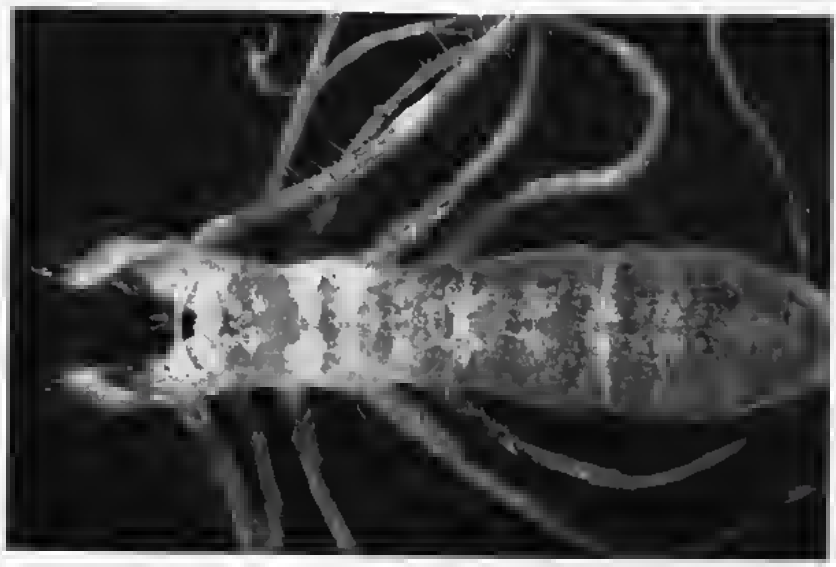
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

La mue nymphale : l'exuviation

1 : une fente se produit au front du prodellidium. La digestion très poussée de l'ancien tégument, devenu diaphane, a fait perdre toute rigidité aux appendices; 2 : abandon de l'exuvie; 3 : fin d'exuviation. Remarquer au niveau des branches la diffusion sous forme de bulles de l'air avalé.

Source : MNHN, Paris



1

2

3

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

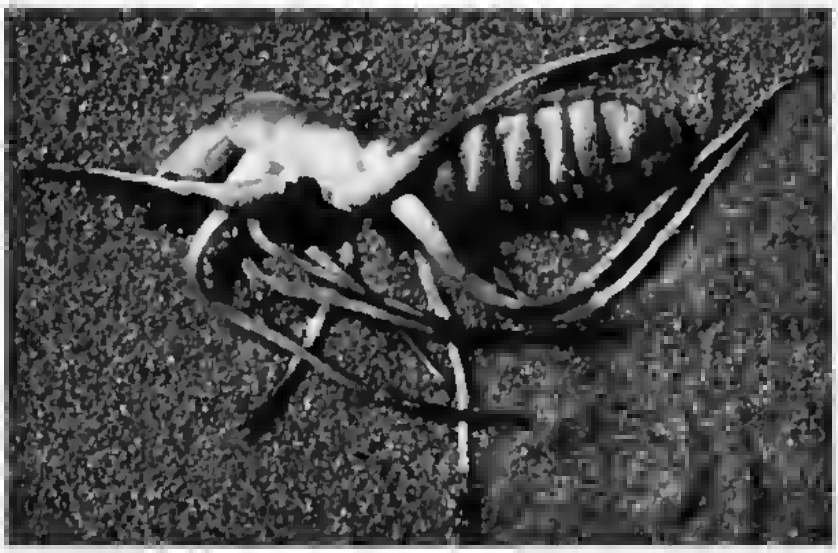
PLANCHE IV

La mue nymphale : l'exuviation

1 : l'animal se roule sur lui-même, enroulant ses appendices autour de son corps, pour arracher complètement le faisceau de trachées qui se délache en blanc sur la photo; 2 : l'animal libéré de son exuvie; 3 : quelques heures après l'exuviation les bulles d'air en provenance des cocettes prosomiens ont envahi tous les appendices jusqu'à leur extrémité.

Source : MNHN, Paris

1



2

3

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

L'accouplement

1 : posture de soumission de la femelle obtenue expérimentalement; 2 : le mâle entreprend de rabattre dorsalement l'abdomen de la femelle, laquelle reste figée dans sa posture de soumission caractéristique; 3 : le mâle, tout en maintenant la femelle au moyen de ses pédipalpes et de ses pattes antérieures, ramasse avec ses chélicères la masse spermatique qu'il vient d'émettre.

Source : MNHN, Paris

1

2

3

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

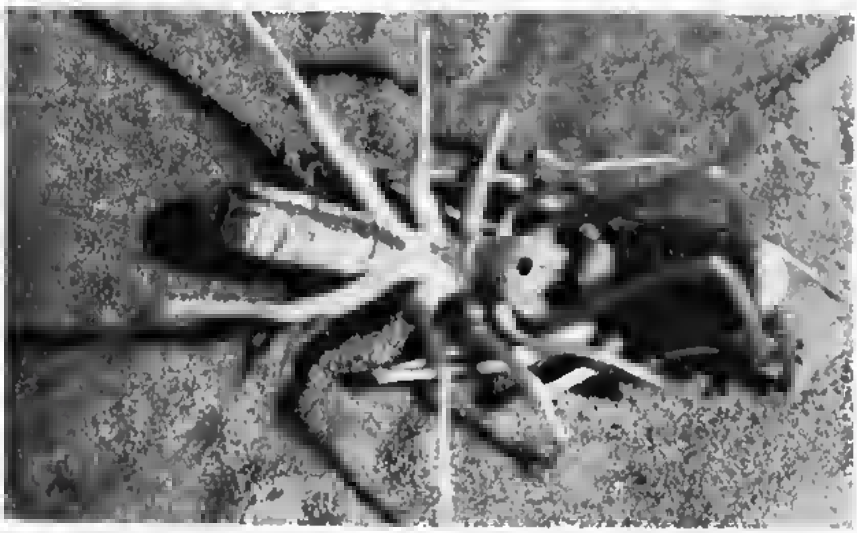
PLANCHE VI

L'accouplement

1 : le mâle dépose la masse spermatique au niveau du segment génital de la femelle; 2 : au moyen d'un mouvement alternatif des doigts fixes des chélicères, le mâle fait pénétrer le sperme dans les voies génitales femelles; 3 : le mâle tient le bord de la vulve de sa chélicère gauche et, au moyen du doigt fixe de la droite, tasse le sperme dans les réceptacles séminaux.

Source : MNHN, Paris

1



2

3

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

1 : femelle prête à pondre; l'abdomen est presque entièrement occupé par les œufs; 2 : tractus génital trois jours après la mue adulte de la femelle; 3 : tractus génital de femelle non fécondée quinze jours après la mue adulte : les ovules restent disposés en un feston externe; 4 : tractus génital de femelle fécondée : les œufs sont passés dans la lumière de l'utérus, réduit à un sac diaphane. La flèche indique les réceptacles séminaux; 5 : les réceptacles séminaux à un plus fort grossissement.

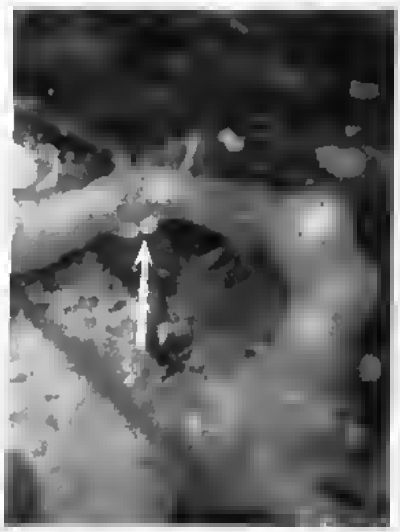
Source : MNHN, Paris

1

2

3

4



5

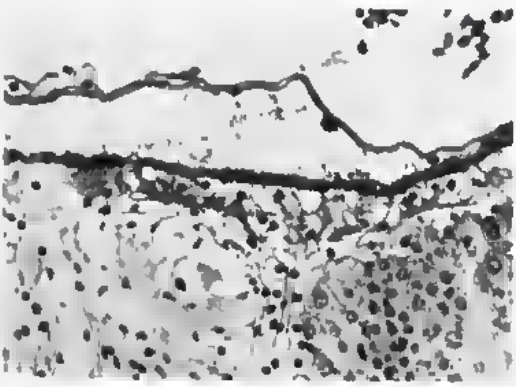
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

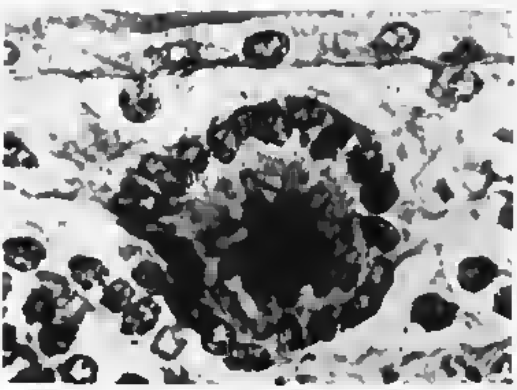
PLANCHE VIII

1 : coupe intéressant la périphérie de la masse nerveuse, montrant de l'extérieur vers l'intérieur : la capsule mitique, l'espace sanguin périneural, la fine *lamella neuralis* et la couche épithéliale du neurilemme; 2 : glande neurale montrant bien la structure feuilletée de la « formation centrale » et la dernière exuvie en cours de rejet; 3 et 4 : glandes neurales contractées et inactives pendant la *période d'activité* du cycle d'intermue. A leur contact les noyaux des globuli des *corpora pedunculata*; 5 et 6 : glandes neurales expansées, présentant des mitoses, aux alentours de l'adoption de la *posture de mue*; 7 et 8 : coupes montrant l'écoulement du produit de sécrétion dans les glandes neurales; en 8 la coupe passe à côté de la formation centrale.

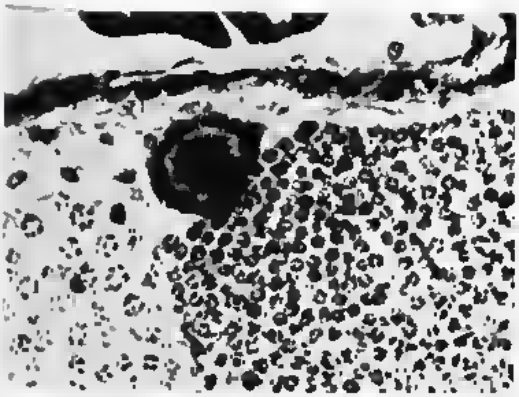
Source : MNHN, Paris



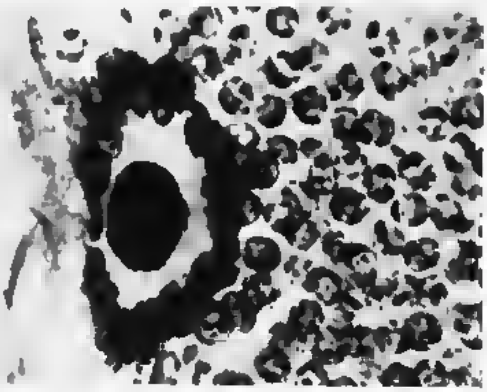
1



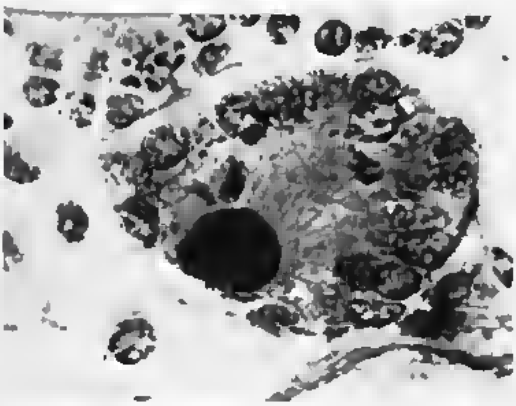
2



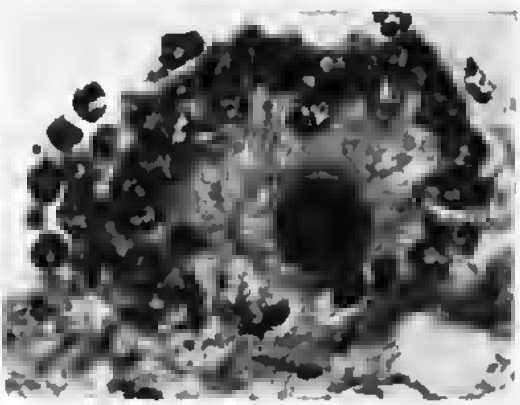
3



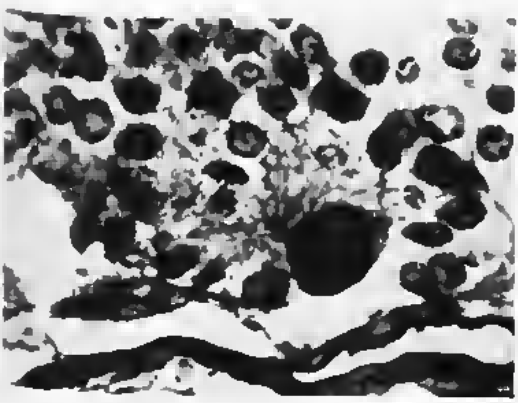
4



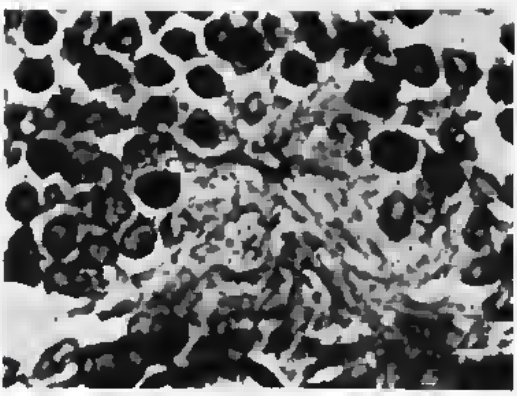
5



6



7



8

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

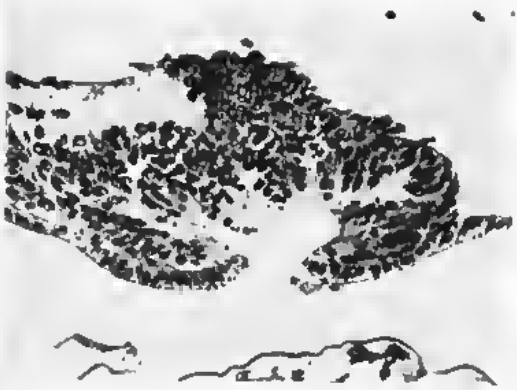
Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

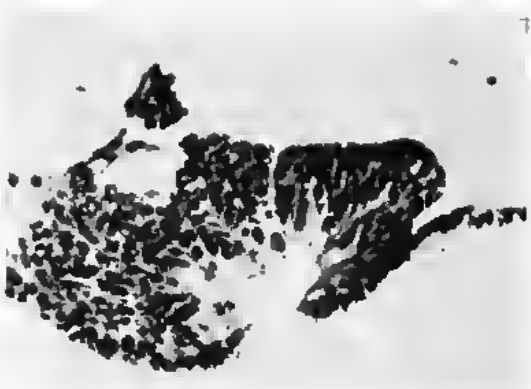
Embryogenèse du système nerveux

1 et 2 : organes ventraux jeunes; 3 : portion de chaîne nerveuse comprenant trois ganglions, au moment de l'eclosion de la larve; les ganglions sont encore inachevés et ont conservé leur organisation autour du centre d'invagination près duquel se remarquent des mitoses; 4 : le cerveau embryonnaire en coupe sagittale; on distingue nettement les éléments ganglionnaires décrits dans le texte et représentés schématiquement fig. 6; occ. : ganglion occipital; p. : ganglion pariétal; opd. : ganglion optique; p. ch. : ganglion prechélicerien; ch. : ganglion chélicérien; oe. : oesophage.

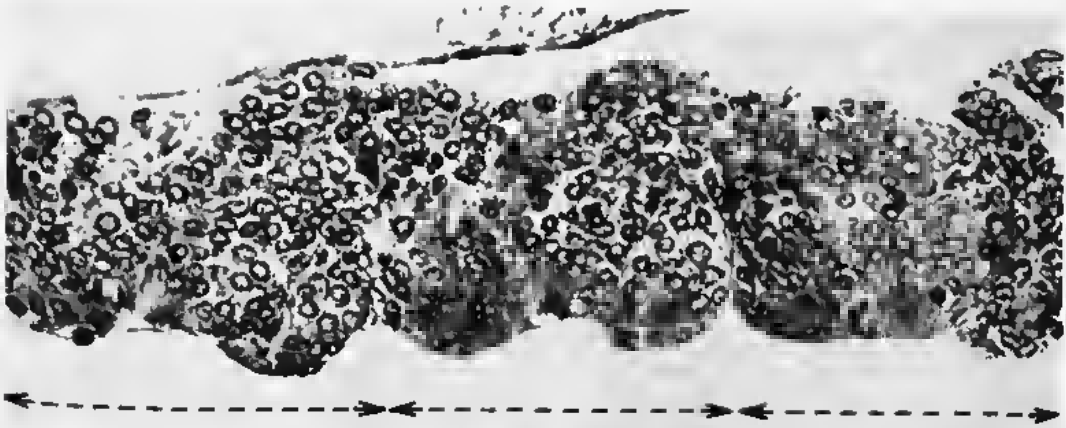
Source : MNHN, Paris



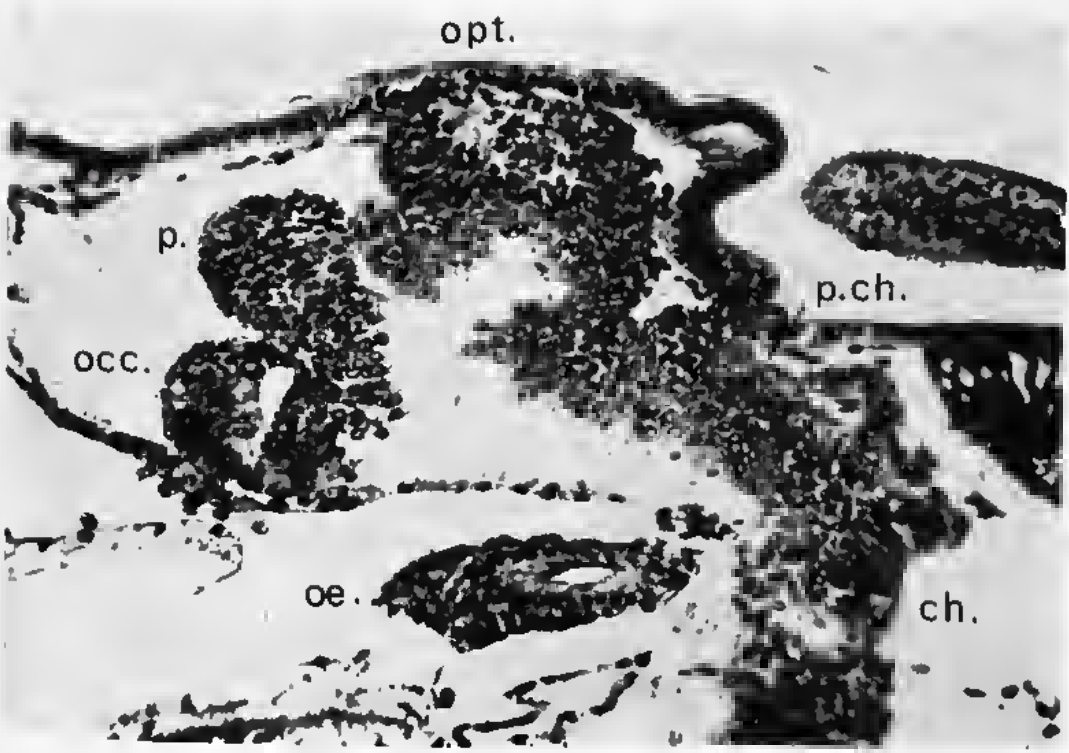
1



2



3



4

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

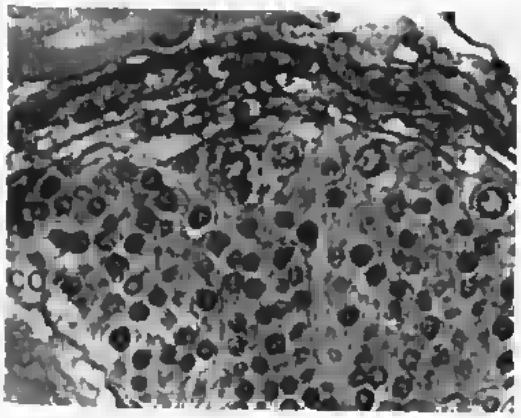
Source : MNHN, Paris

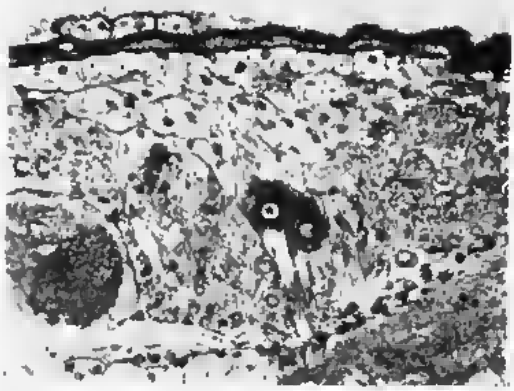
PLANCHE X

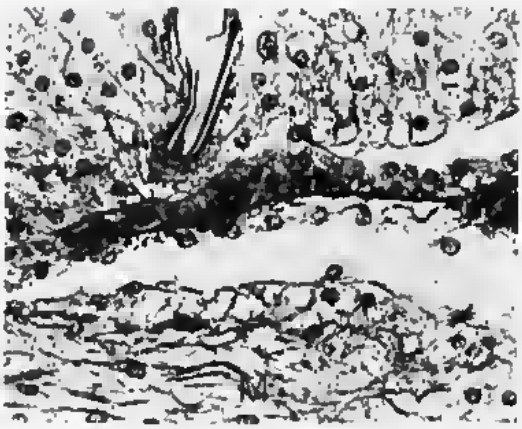
Neurosécrétion

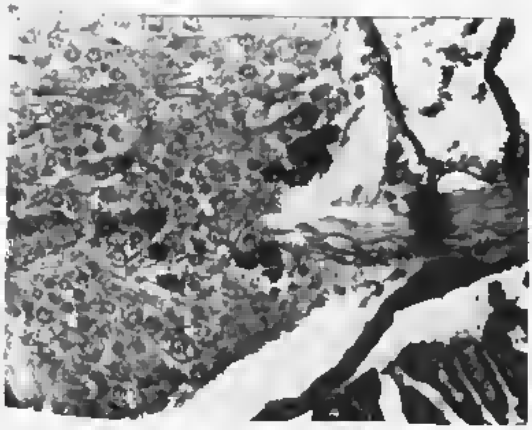
1 : cellule neurosécrétrice d'un groupe latéral, coupe sagittale (× 600); 2 : cellules neurosécrétrices du groupe impair médian, coupe sagittale (× 200); 3 : la zone du neurilemme où s'accumule le produit de neurosécrétion, coupe sagittale; 4 : au niveau du septum, on distingue nettement le produit de neurosécrétion, sous forme de mottes intercellulaires; 5 et 6 : cellules neurosécrétrices de la région distale du ganglion sous-œsophagien, à la naissance de la *cauda equina*, coupe sagittale; cc. : corps central; C. : cerveau; M. : masse sous-œsophagienne; S. : septum.

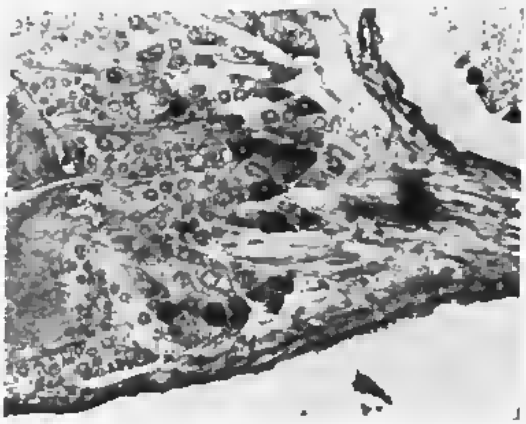
Source : MNHN, Paris











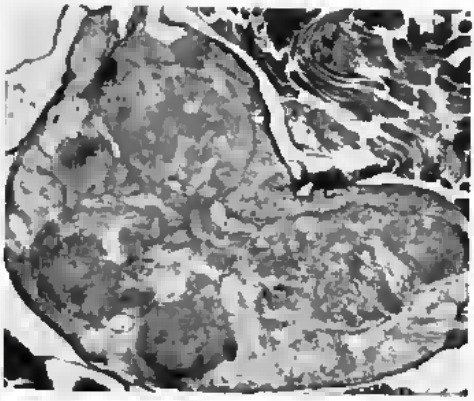
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

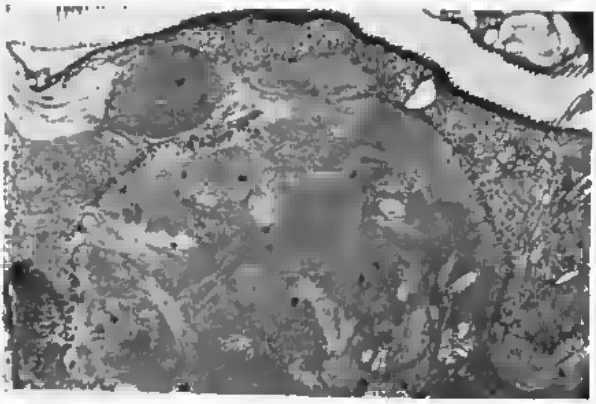
PLANCHE XI

1 : coupe montrant les amas de gliosomes fortement colorés dispersés dans toute la masse nerveuse au moment du *refus de nourriture*; 2 : le même phénomène vu à un plus fort grossissement (la photo n'intéresse que le cerveau); la coupe passe par une glande neurale bien reconnaissable; 3 : images d'écoulement à la sortie des massifs ganglionnaires, faisant immédiatement suite dans le temps à celles que représentent les photos 1 et 2; 4 et 5 : images d'écoulement dans les neuropiles; 6 : écoulement particulièrement important dans le tronc nerveux donnant naissance à la *cauda equina*; 7 : zone gliale envahie par un abondant matériel glucidique pendant la *période de paralysie*; 8 : coupe transversale dans la partie postérieure du cerveau montrant à gauche et surtout à droite, dans la zone gliale, de nombreuses cellules astrocytaires chargées de produit de sécrétion.

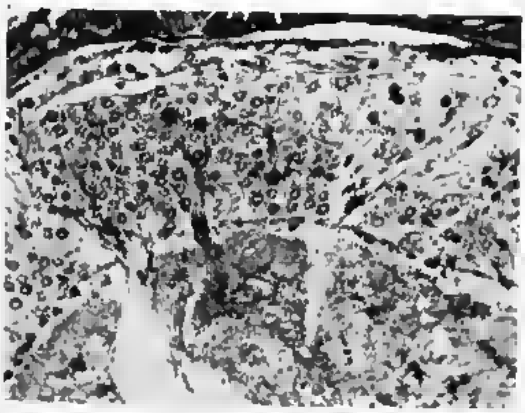
Source : MNHN, Paris



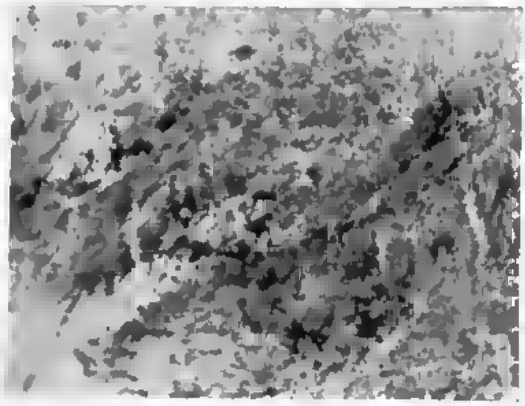
1



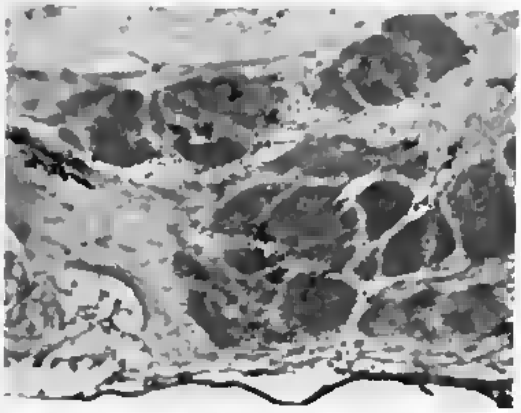
2



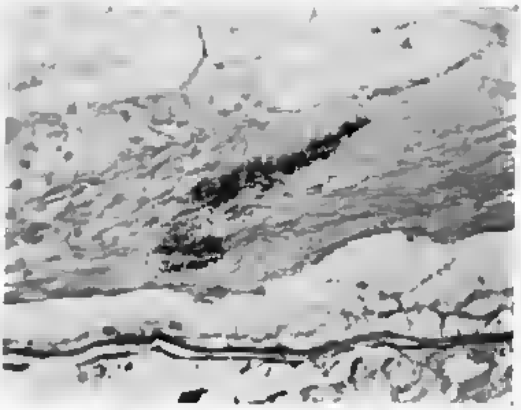
3



4

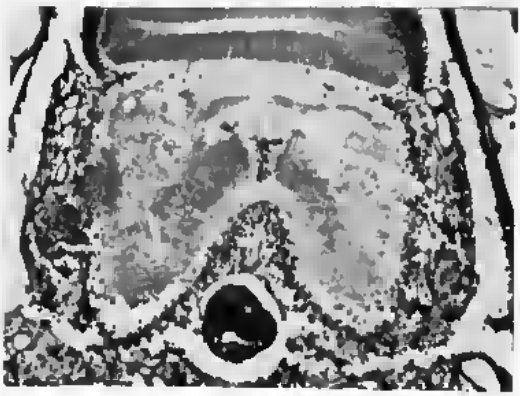


5



6

7



8

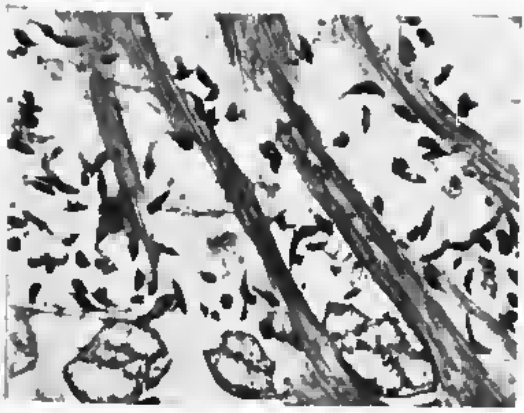
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

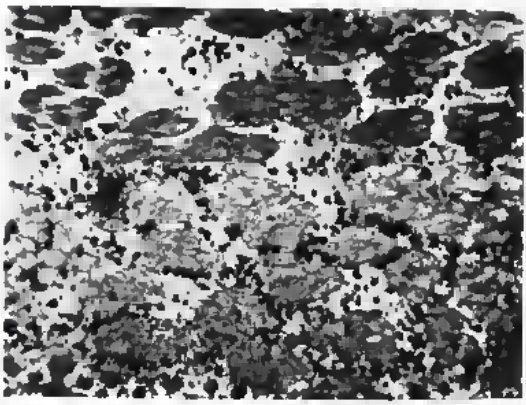
PLANCHE XII

1 : hématocytes cyanophiles présentant l'aspect mésenchymateux; 2 : hématocytes cyanophiles répandus en grand nombre au sein de massifs musculaires dédifférenciés, pendant la *période de paralysie*; 3 : situation topographique des organes hématopoïétiques. Coupe transversale effectuée en avant des yeux, intéressant la base du rostre (R) et les coxa des pédipalpes (C). Les organes hématopoïétiques sont indiqués par les flèches; 4 : coupe sagittale au niveau de la coxa d'un pédipalpe montrant le tissu lymphoïde le long d'une trachée; 5 : organe hématopoïétique, également en coupe sagittale, à un plus fort grossissement; 6 : organe hématopoïétique développé sur l'emplacement d'une lésion; 7 : néphrocytes accolés au système nerveux, pendant la *période d'activité* du cycle d'intermue; 8 : les néphrocytes en situation identique, disposés en file, pendant la *période de paralysie* : les cellules sont chargées de nombreuses enclaves.

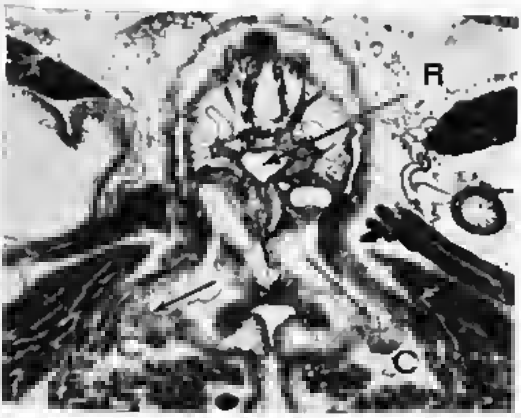
Source : MNHN, Paris



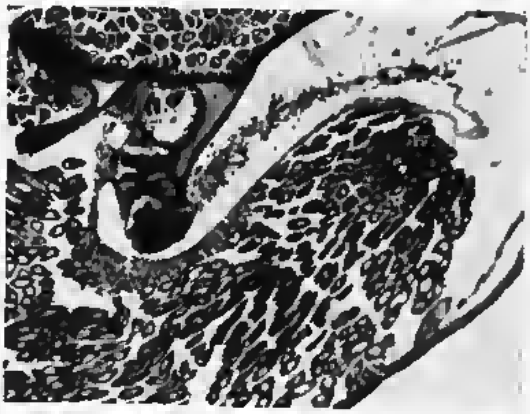
1



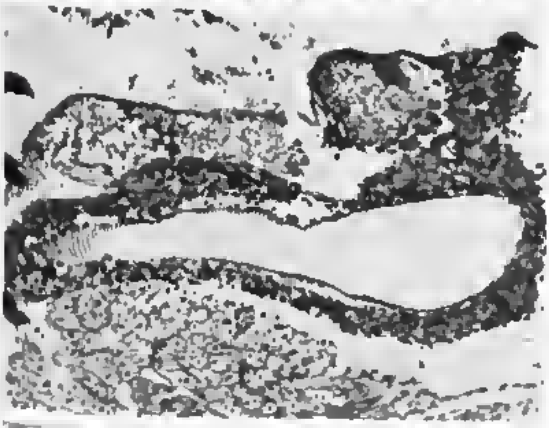
2



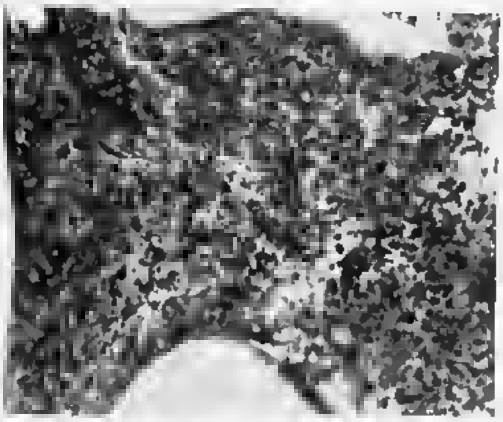
3



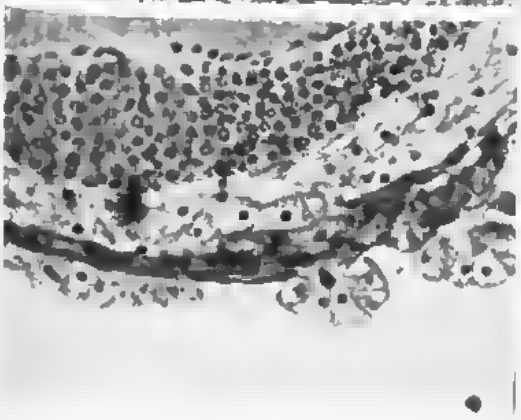
4



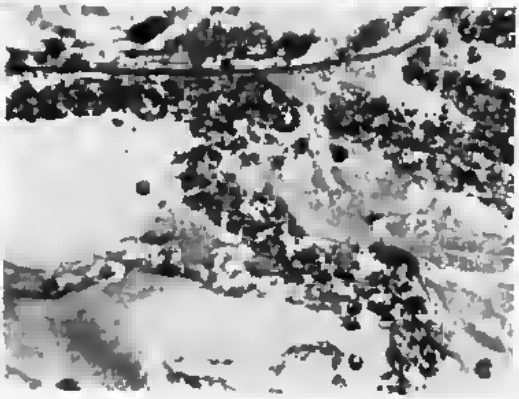
5



6



7



8

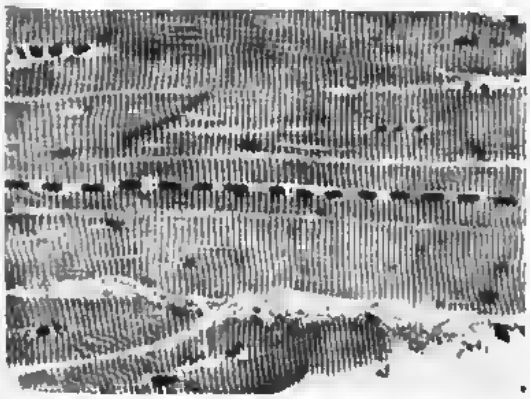
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

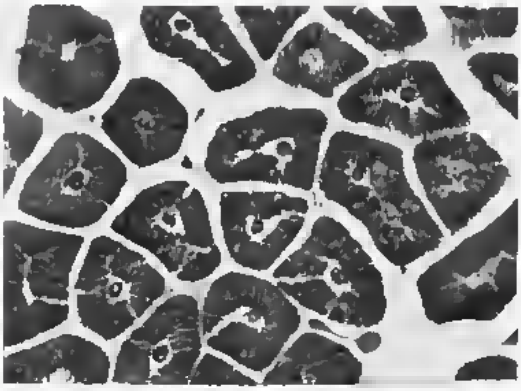
PLANCHE XIII

1 ; coupe longitudinale de muscle normal d'*Othoes saharae*; remarquer l'aspect anguleux des noyaux dû à des constrictions annulaires; 2 ; coupe transversale ; début de la dédifférenciation; des centres de lyse punctiformes apparaissent au sein de la substance fibrillaire; 3 ; stade un peu plus avancé; 4 ; dédifférenciation presque terminée; 5 ; dédifférenciation totale (coupe transversale); 6 ; dédifférenciation totale (coupe longitudinale); les noyaux sont maintenant sphériques; 7 ; début de reconstitution des fibres musculaires (coupe transversale) ; les myofibrilles périphériques se reconstituent les premières; 8 ; stade de reconstitution un peu plus avancée (coupe longitudinale).

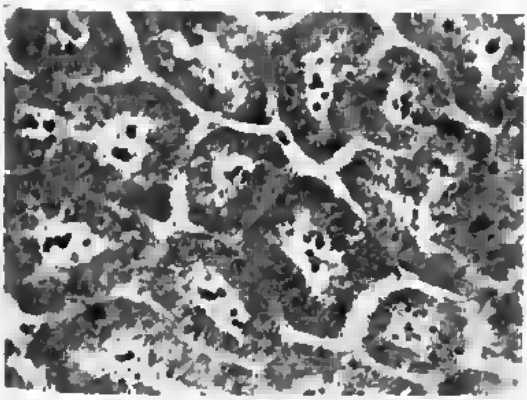
Source : MNHN, Paris



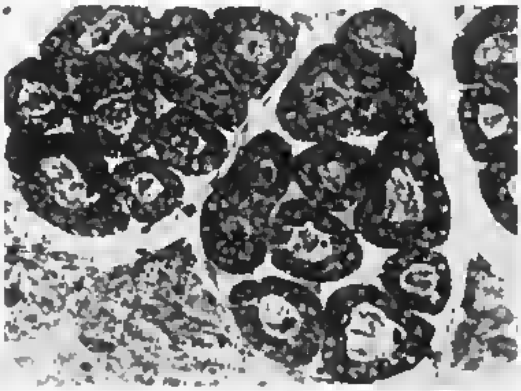
1



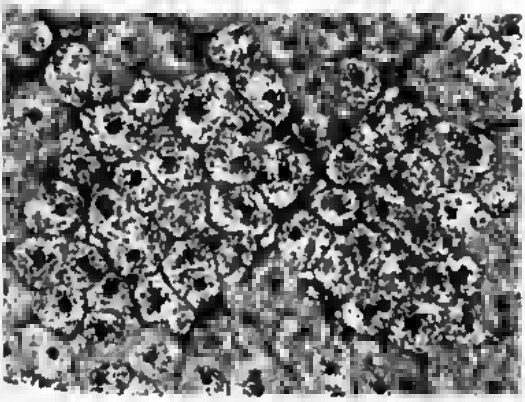
2



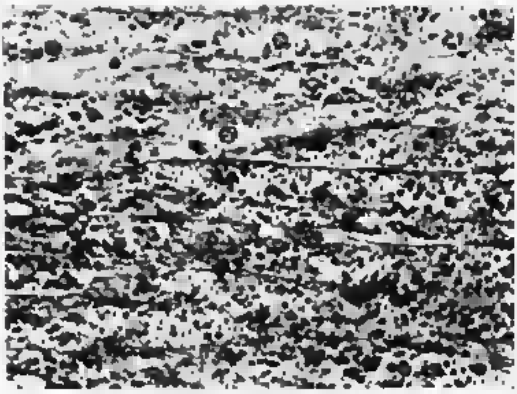
3



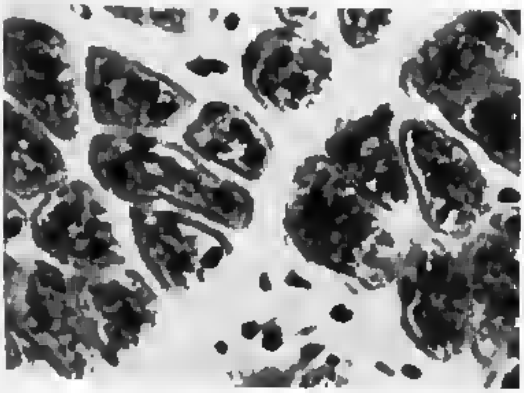
4



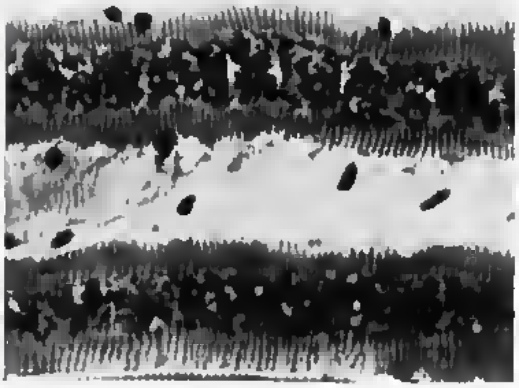
5



6



7



8

BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

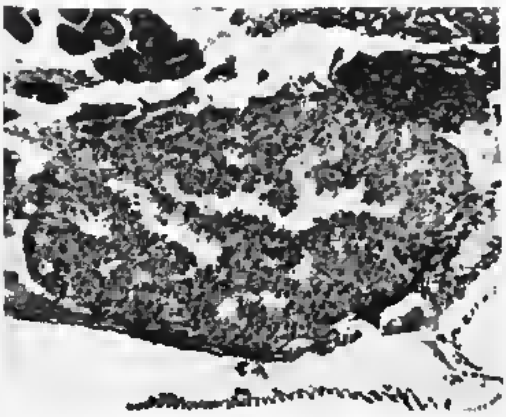
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

La glande coxale

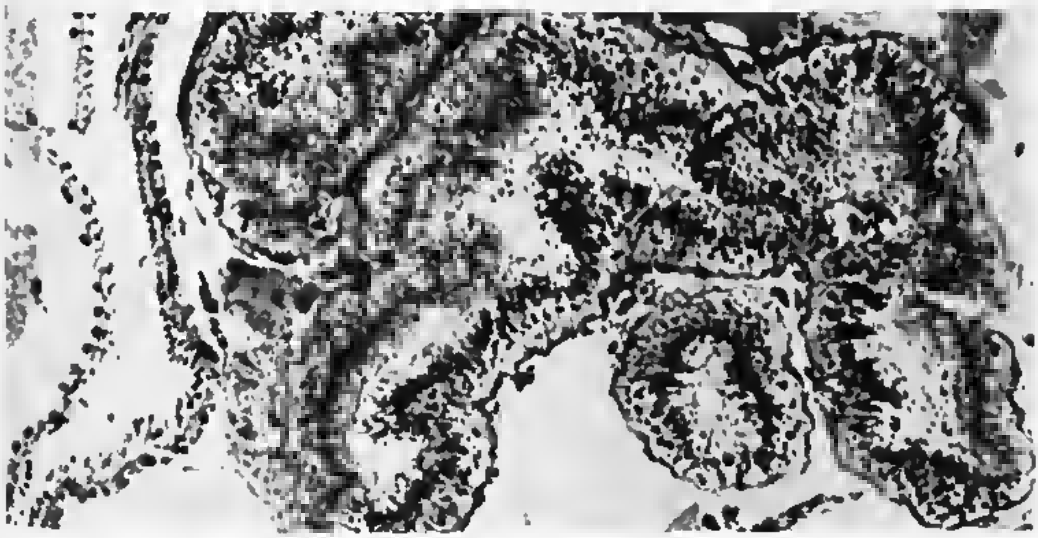
1 : le sacrule; 2 : le segment muqueux pendant la *période d'activité* : les cellules sont très basses et totalement inactives; 3 : le segment muqueux quatre jours après l'*adoption de la posture de mue* : les cellules sont très hautes et vacuolaires; les noyaux ont migré en direction apicale, de nombreuses enclaves apparaissent sous forme de croissants; 4 : le segment muqueux en pleine activité sécrétoire, au cinquième jour après l'*adoption de la posture de mue* : les noyaux ont regagné le pôle basal des cellules et les croissants de produit élaboré s'épaississent jusqu'à remplir les vacuoles.

Source : MNHN, Paris

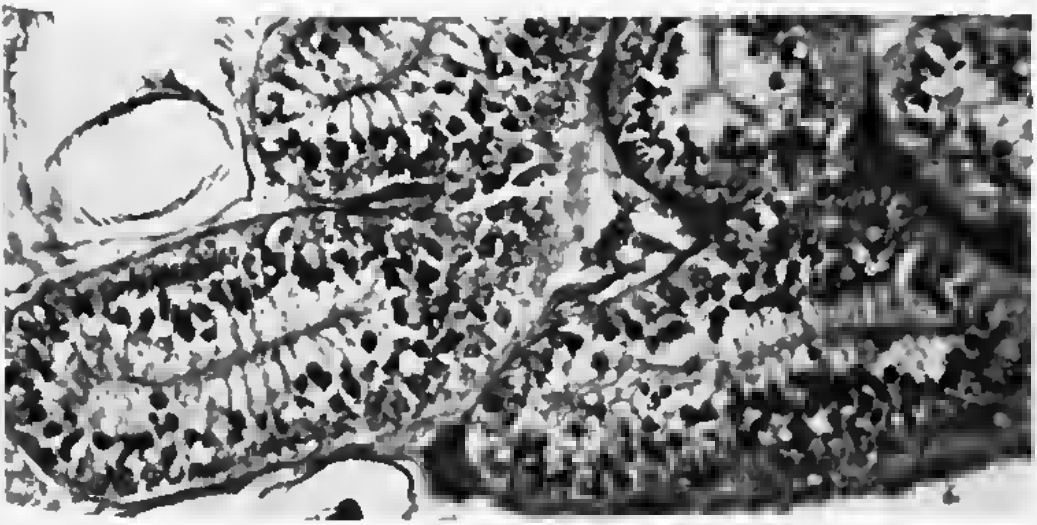


1

2



3



4

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

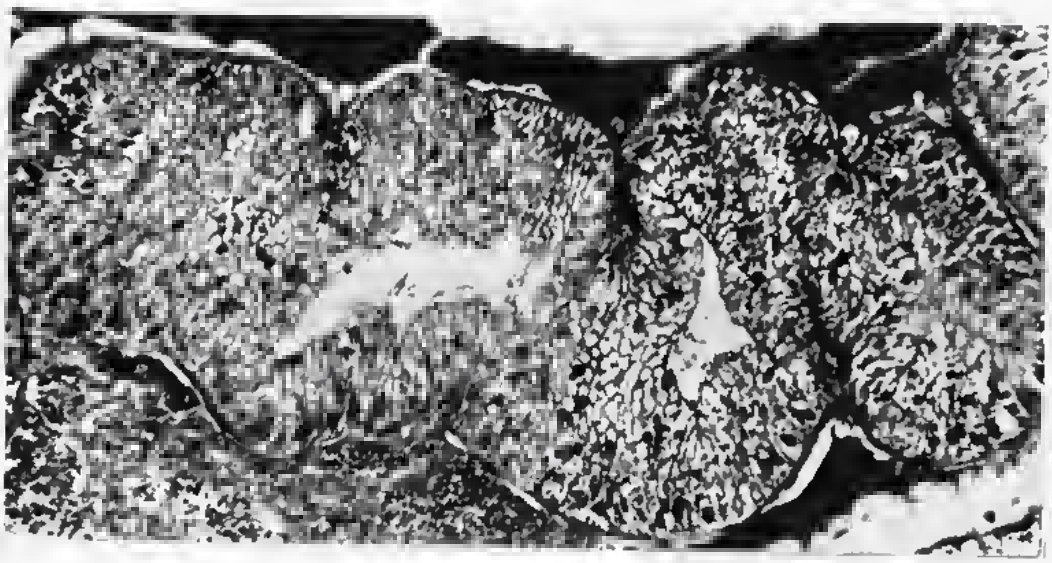
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV

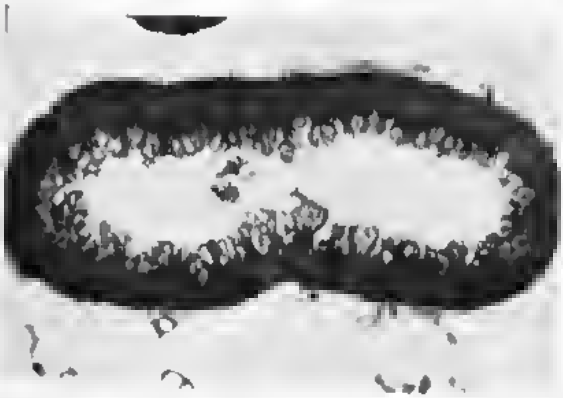
La glande cocale (lin.)

1 : le segment muqueux au sixième jour après l'*adoption de la posture de mue*. Le produit élaboré est presque entièrement résorbé mais n'apparaît pas dans la lumière. Les cellules sont encore hautes et vacuolisées mais reprendront en deux ou trois jours l'aspect qu'elles montrent pl. XIV, fig. 2; 2 : le labyrinthe pendant la *période d'activité* : la striation basale (cytomembranes vraisemblablement), est très haute, occupant les trois quarts de la cellule; les noyaux sont petits et apicaux; 3 : le labyrinthe pendant la *période de paralysie* : la striation basale a complètement disparu; les noyaux sont grands et basaux; 4 : le canal évacuateur : constitué de cellules épithéliales basses, il est extérieurement tapissé de muscles dans sa partie terminale et aboutit à un « gicleur » sous-cutané communiquant avec l'extérieur par une boule qui n'est pas visible sur la coupe; 5 : le « gicleur » à un fort grossissement; le débouché du canal c dans la chambre musculaire se trouve sur la rampe suivante; cu. : cuticule sclérifiée, interrompue en son centre.

Source : MNHN, Paris

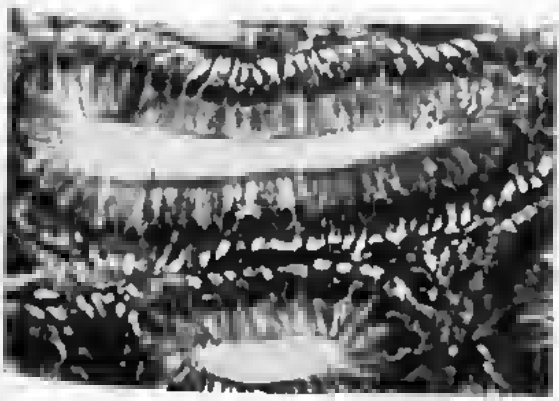


1



2

4



3

5

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI

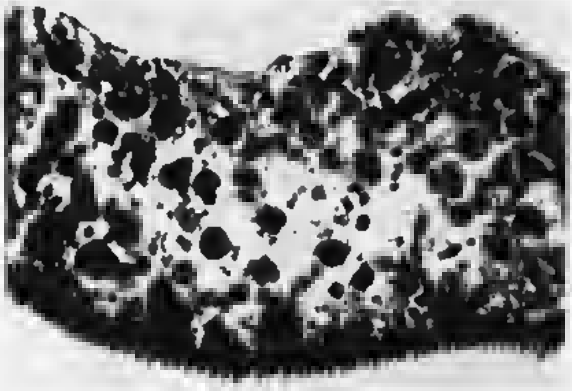
1 : la coupe représente l'hypoderme le long d'un apodème, vers la fin de la *période de parulysie*; la plupart des cellules sont très chargées en un matériel glucidique, coloré ici au P.A.S.; 2 : cellules à ferments des cœcums prosomiens; 3 : cellules absorbantes des cœcums opisthosomiens; 4 : le rostre à sa base (coupe transversale); 5 : le rostre près de son extrémité (coupe transversale) : la lumière en Y communique avec l'extérieur par trois fentes correspondant aux branches de l'Y.

Source : MNHN, Paris

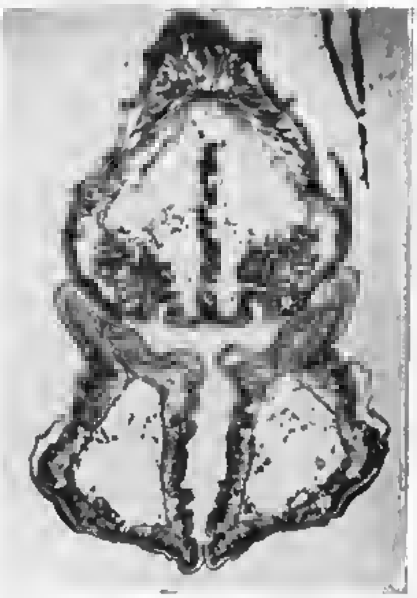
1

2

3



4



5

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris